ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 3 1981 N° 1

Janvier-Mars 1981

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : Pr L. Leclaire, Laboratoire de Géologie.

Rédaction : P. Dupérier.

Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).

Comité de Lecture : J. P. Caulet, J. C. Fischer, L. Ginsburg, L. Leclaire, E. A. Perseil.

Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1981

Abonnement général : 900 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 560 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 280 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 180 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **3**, 1981, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

J.-C. Rohart et P. Semenoff-Tian-Chansky. — Description des types de *Hexagonaria davidsoni* (Milne-Edwards et Haime) et de « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin), Tétracoralliaires du Dévonien du Boulonnais..... 3

Description of the types of Hexagonaria davidsoni *(Milne-Edwards and Haime) and of* « Pseudoacervularia » profunda *(Michelin), tetracorals from the Devonian of Boulonnais.*

E. Heintz et H. Thomas. — Un nouveau Bovidé, *Kabulicornis ahmadi* gen. nov., sp. nov., dans le gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan..... 31

A new bovid, Kabulicornis ahmadi *gen. nov., sp. nov., from the Pliocene locality of Pul-e Charkhi, Kabul basin, Afghanistan.*

D. Geraads. — Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie)..... 47

Bovidae and Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) from the Pleistocene of Ternifine (Algeria).

P. Tassy. — Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor el Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975..... 87

The skull of Moeritherium *(Proboscidea, Mammalia) from the Eocene of Dor el Talha (Libya) and the problem of the phylogenetic classification of the genus in the Tethytheria McKenna, 1975.*

J.-P. Lehman. — Points de vue d'un paléoanatomiste des Vertébrés sur la Nomenclature géologique..... 149

Points of view of a Vertebrate paleoanatomist on geological Nomemclature.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, n° 1 : 3-29.

Description des types de *Hexagonaria davidsoni* (Milne-Edwards et Haime) et de « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin), Tétracoralliaires du Dévonien du Boulonnais

par Jean-Claude Rohart et Pierre Semenoff-Tian-Chansky *

Résumé. — Les spécimens-types d'*Acervularia davidsoni* M.-E. et H. et de *Cyathophyllum profundum* Michelin, dans lesquels des lames minces ont été taillées, sont redécrits et figurés. La première de ces espèces, qui est un *Hexagonaria*, provient de la formation de Ferques (Frasnien) de la région de Ferques (Pas-de-Calais). La deuxième est provisoirement placée dans le genre *Pseudoacervularia* Schlüter. Le spécimen-type, le seul exemplaire connu, est d'âge givétien ou frasnien de la même région.

Abstract. — The type-specimens of *Acervularia davidsoni* M.-E. et H. and of *Cyathophyllum profundum* Michelin, in which thin sections have been cut, are redescribed and figured. The first species is an *Hexagonaria* from the Ferques formation (Frasnian) of the Ferques region (Pas-de-Calais, France). The second is provisionally assigned to the genus *Pseudoacervularia* Schlüter. The type-specimen, the only one known, is of Givetian or Frasnian age from the same region.

Le présent travail fait partie d'une série de notes consacrées à la révision des collections Milne-Edwards et Michelin (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). Les spécimens-types d'*Acervularia davidsoni* M.-E. et H. et de *Cyathophyllum profundum* Michelin ont pu être identifiés. Nous nous limiterons ici à leur description et à une discussion sur leur position systématique.

La première espèce appartient au genre *Hexagonaria* Gürich, 1896. La deuxième est provisoirement attribuée au genre *Pseudoacervularia* Schlüter, 1881.

La variabilité d'*Hexagonaria davidsoni*, fondée sur des collections récentes, sera traitée dans un travail ultérieur consacré par l'un de nous (J.-Cl. R.) aux rugueux du Dévonien du Boulonnais.

« *Pseudoacervularia* » *profunda* n'est actuellement connu que par le spécimen-type. Par ses caractères tranchés, cette espèce permet de reconnaître clairement la validité du concept générique de *Pseudoacervularia*. Ce genre sera prochainement révisé par l'un de nous (J.-Cl. R.) d'après l'espèce-type, *Acervularia coronata* M.-E. et H., dont le type se trouve au British Museum (National History), Londres.

* J.-Cl. Rohart : *Laboratoire de Paléontologie, Faculté libre des Sciences, 13, rue de Toul, 59046 Lille Cedex.*

P. Semenoff-Tian-Chansky : *Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

PHILLIPSASTRAEIDAE C. F. Roemer, 1883, sensu Hill, 1956

Hexagonaria davidsoni (Milne-Edwards et Haime, 1851)
(Fig. 1-3 ; pl. I, 1, 2, 4 ; pl. II ; pl. III, 1, 2)

1851. — *Acervularia davidsoni* M.-E. et H. : 418, pl. 9, fig. 4, 4a-b. Les formes américaines attribuées par ces auteurs à la même espèce sont à exclure.
1860. — *Acervularia davidsoni* M.-Edwards : 410.
1938. — *Prismatophyllum davidsoni* (M.-E. et H.) ; STEWART : 53.
1945. — *Prismatophyllum davidsoni* (M.-E. et H.) ; SMITH : 45, 51, pl. 25, fig. 4 (copie de M.-E. et H., 1851, pl. 9, fig. 4 a) et 5.
1949. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H.) ; STUMM, pl. 15, fig. 13 (copie de M.-E. et H., 1851, pl. 9, fig. 4 a).

La synonymie ci-dessus est objective, c'est-à-dire réduite aux seuls travaux fondés sur le matériel original ou figurant celui-ci. Dans la répartition de l'espèce que nous donnons plus loin, on trouvera les travaux qui ont permis d'établir celle-ci.

MATÉRIEL ORIGINAL

Dans la collection MILNE-EDWARDS (Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), il y a trois colonies étiquetées « *Acervularia Davidsoni* (Edw. et H. ». Aucune n'appartient à cette espèce.

Trois autres colonies sont étiquetées « *Acervularia bouchardi* Edw. et H. » mais correspondent à la description d'*Acervularia davidsoni* de MILNE-EDWARDS et HAIME (1851 : 418). L'étiquetage de la collection n'est pas celui de MILNE-EDWARDS et comporte des erreurs. Parmi ces trois colonies, deux ont manifestement été utilisées pour la figuration originale qui est composite. La colonie Z 104 a-1 (pl. I, 1) a servi de modèle pour la moitié gauche de la figure ainsi que pour le contour de tous les corallites de cette figure. Elle est aussi probablement figurée en 4 a. Les détails de la région érodée, à droite de la figure 4, sont inspirés d'une autre colonie, le spécimen Z 104 b (pl. I, 3), qui est aussi figurée probablement en 4 b.

Lectotype (choisi ici) : spécimen Z 104 a-1, figuré par MILNE-EDWARDS et HAIME (1851, pl. IX, fig. 4 et 4a). Figuré également par SMITH (1945, pl. 25, fig. 4), STUMM (1949, pl. 15, fig. 13) et dans le présent travail (fig. 1-3, pl. I, 1, 2, pl. II, 1-3, pl. III, 1-2). Collection MILNE-EDWARDS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. État actuel : une colonie sectionnée en plusieurs fragments dont le plus grand montre la face figurée. Deux lames transversales (Z 104 a-1 T_1 et T_2), 5 lames longitudinales (Z 104 a-1 L_1 à L_5).

Paralectotype : Le spécimen Z 104 a-2, syntype non figuré par MILNE-EDWARDS et HAIME. Figuré ici pl. I, 4 et pl. II, 4, 5. Une colonie, deux lames transversales, une lame longitudinale.

Autre syntype : le spécimen Z 104 b, correspondant, comme on l'a vu ci-dessus, à une partie de la figure 4 et à la figure 4 b de MILNE-EDWARDS et HAIME. Figuré ici fig. 4, pl. I,

3, pl. III, 3-5. Une colonie, une lame transversale, une lame longitudinale. Comme on le verra plus loin, cet échantillon appartient à une autre espèce.

Locus typicus : Ferques, Boulonnais, Nord de la France.

Stratum typicum : Dévonien, d'après l'étiquette originale. Dans la région type, *H. davidsoni* ne se trouve que dans la formation de Ferques, Frasnien moyen, zone supérieure à *Polygnathus asymmetricus* (M. Coen *in* Brice et al., 1981).

Signalons que, par suite des erreurs d'étiquetage qui ont été faites dans la collection Milne-Edwards, et dont nous venons de voir un exemple, on trouve sous le nom d'*Acervularia davidsoni* M.-E. et H., les spécimens suivants :

— Z 105 a = *Hexagonaria mae* Tsien, 1977. Cette colonie était considérée comme type d'*H. davidsoni* par Sorauf, 1967 : 38.

— Z 105 b 1 = *Smithia boloniensis* M.-E. et H., 1851 : 423 ; c'est un *Scruttonia*.

— Z 105 b 2 = *Cyathophyllum davidsoni* M.-E. et H., 1851 : 389. Il s'agit probablement d'un *Frechastraea*.

Enfin, toujours par erreur, sous le nom de *Cyathophyllum davidsoni* on trouve trois colonies (Z 71 a-1 et 2 ; Z 71 b) qui sont des *Hexagonaria* appartenant à d'autres espèces. Les échantillons Z 105 et Z 71 proviennent également du Dévonien du Boulonnais.

Description du lectotype

Morphologie externe

La colonie mesure dans ses plus grandes dimensions 9 × 6 cm pour 4 cm de hauteur. La surface inférieure est érodée et n'a pas conservé d'holothèque. Sur la face supérieure, qui est plane, s'ouvre une quarantaine de calices. Ceux de la moitié droite de la figure (pl. I, 1) sont plus petits (distance de centre à centre : 7 à 8 mm, diamètre de la muraille interne : 4,5 à 5 mm) que ceux de l'autre moitié (distance de centre à centre : 10-11 mm, diamètre de la muraille interne : 6 mm). Les grands calices sont quelquefois incomplets. La colonie a dû subir une agression qu'elle a surmontée en bourgeonnant abondamment d'un côté.

Chaque corallite est entouré par une muraille externe en zigzag, assez épaisse et saillante. On distingue à peine la muraille interne chez le jeune, mais l'adulte en montre une de 0,5 mm de hauteur. Son diamètre est de la moitié du diamètre total. Chez le corallite complètement formé, la plate-forme périphérique est légèrement concave. La fosse du calice a des bords abrupts, elle est profonde de 2 mm environ.

Certains calices dont le fond n'est pas empâté par la gangue montrent une protubérance ou fausse columelle formée par les extrémités internes des septes majeurs.

Les septes des deux ordres sont lisses ou faiblement carénés et très minces, plus minces que la muraille externe.

Coupes transversales

La forme des corallites est irrégulière car leurs côtés sont souvent inégaux. La muraille externe montre une ligne noire médiane. Par endroits elle se dédouble, chaque partie comportant sa propre ligne noire. Les septes sont au nombre de 20 × 2 à 22 × 2 dans les stades

adultes (grande diagonale 8 à 12 mm). Dans les stades moins développés, on trouve 17 à 19 septes majeurs. La distance de centre à centre est de 8 à 10 mm.

Les septes, très minces à la périphérie, s'épaississent légèrement en un long fuseau, mal délimité, pour constituer une zone d'épaississement qui correspond à la muraille interne visible extérieurement. Le plus souvent ils sont lisses, mais les plus épais portent de fines carènes en barre, dues à l'élargissement des trabécules (environ 4 par mm). Les septes mineurs sont à peine plus minces que les majeurs. Ils sont droits ou à peine sinueux et viennent se souder aux couches claires de la muraille externe en s'épaississant légèrement. Dans l'angle des plus grands corallites, les septes n'atteignent pas la muraille externe aux endroits où un bourgeon commence à se former.

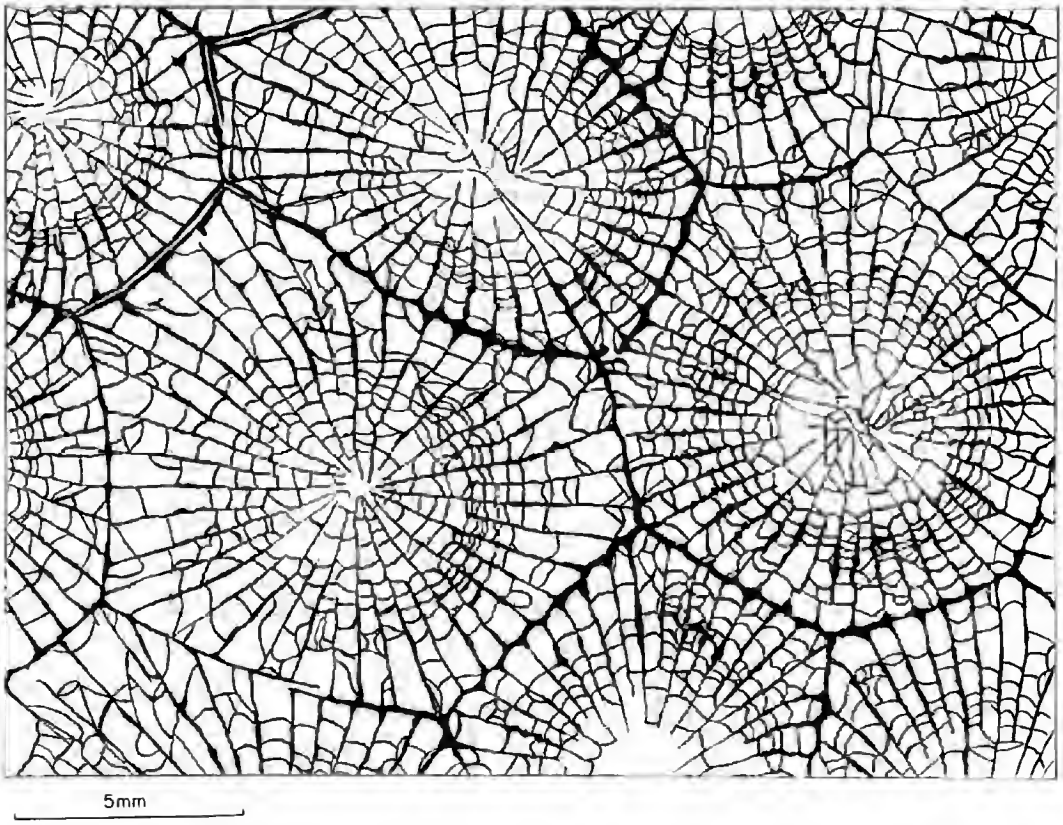


Fig. 1. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H., 1851) (éch. Z 104 a-1, lectotype). Coupe transversale T_1. Quelques corallites montrant le faible renflement des septes peu ou pas carénés.

Les septes mineurs s'arrêtent à 2-3 mm du centre. Les septes majeurs, qui sont très amincis dans le tabularium, au point d'apparaître sous forme de « filament » en coupe transversale, atteignent presque l'axe où ils peuvent s'anastomoser et former quelquefois une structure axiale lâche, légèrement spiralée.

Les traces des dissépiments, espacées à l'extérieur, forment typiquement trois ou quatre anneaux serrés à la jonction avec le tabularium. Les sections des planchers sont également fréquentes dans le tabularium.

Coupes longitudinales

Large dissépimentarium à bombement accentué au niveau de la muraille interne. On distingue 4 à 5 rangs de dissépiments externes, plutôt grands, et 2 à 3 rangs de dissépiments internes plus petits, très inclinés vers l'intérieur. La limite entre le dissépimentarium et le tabularium n'est pas nette. Le tabularium est relevé au centre. Il contient de grosses vésicules périaxiales convexes, peu serrées (environ 10 sur 5 mm) et des lames axiales convexes, un peu plus nombreuses, occupant la moitié de la largeur du tabularium, souvent interrompues par les septes majeurs. L'allure désordonnée du tabularium est très typique.

La largeur du tabularium est de 3 à 4 mm.

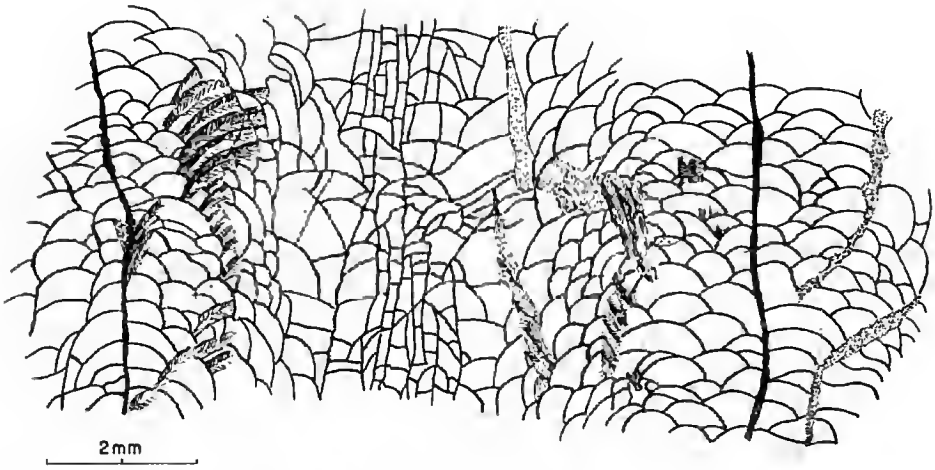


Fig. 2. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H., 1851) (éch. Z 104 a-1, lectotype). Coupe longitudinale L_1. Les dissépiments externes sont horizontaux ou faiblement inclinés vers la périphérie. Planchers axiaux irrégulièrement relevés au centre.

Structure fine

L'échantillon est fortement recristallisé. On distingue néanmoins la ligne sombre de la muraille, mais on ne peut discerner la structure intime de celle-ci (fig. 3). La nature trabéculaire des septes n'apparaît que dans certains endroits mieux conservés. Les parties périphériques minces des septes sont constituées de petites trabécules (0,02 à 0,04 mm de diamètre, rarement plus) relevées vers le haut et vers l'intérieur. Au niveau de la muraille interne, les trabécules s'individualisent mieux dans les parties épaissies des septes où elles peuvent atteindre 0,2 mm dans leur plus grande largeur. Elles forment sporadiquement des carènes opposées. Quand le dissépimentarium est réfléchi, les trabécules sont disposées

en éventail, sans ligne de divergence définie, disposition qu'on voit bien dans la coupe longitudinale du paralectotype (pl. II, 5). Lorsqu'il est étroit, elles partent obliquement de la muraille et s'inclinent un peu plus au bord interne du dissépimentarium (fig. 2, à gauche du corallite).

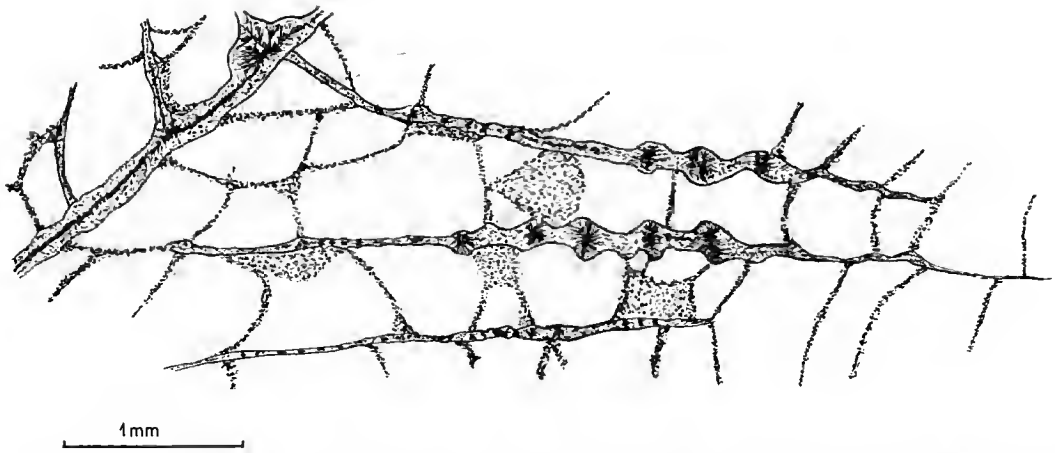


Fig. 3. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H., 1851) (éch. Z 104 a-1, lectotype). Lame T_1. Muraille à trois couches probablement fibreuses. Dans les septes on distingue quelques petites trabécules à la périphérie ainsi que les grosses trabécules de la muraille interne dont les parties latérales forment des carènes opposées.

Paralectotype

Le spécimen Z 104 a-2 est une colonie de 7 × 10,5 cm sur 6 cm de hauteur qui montre trois phases successives d'arrêts et de reprises de croissance.

Elle est bien conservée et possède une holothèque pourvue de rides et de bourrelets sur ses faces inférieure et latérales. Dans le fond des calices on voit souvent la protubérance produite par les planchers axiaux et les extrémités internes des septes.

Le nombre de septes et les dimensions sont sensiblement les mêmes que celles du lectotype : n = 19 à 23 × 2 dans les stades adultes ; distance de centre à centre : 8 à 10 mm, diamètre de la muraille interne : 5 à 6 mm, largeur du tabularium : environ 4 mm.

En coupe longitudinale, même aspect des planchers axiaux relevés et enchevêtrés avec les septes, plus rarement aplatis, 6 à 8 rangées de dissépiments, éventails trabéculaires correspondant au bombement de la muraille interne.

En coupe transversale, les septes, qui sont plus épais que dans le lectotype (souvent 0,2 à 0,4 mm, alors que dans le lectotype ils atteignent parfois 0,3 mm mais n'ont généralement que 0,06 à 0,1 mm d'épaisseur), ont des trabécules plus marquées, formant assez souvent des carènes opposées à l'extérieur du fuseau.

L'épaisseur des septes varie en fait d'un corallite à l'autre aussi bien dans le lectotype que dans l'échantillon Z 104 a-2. Dans ce dernier elle augmente notamment dans les régions supérieures ou périphériques de la colonie.

Les autres caractères étant identiques, nous pensons que les deux colonies font partie de la même espèce, probablement aux deux extrêmes de la variation de l'épaisseur des septes.

Syntype figuré

Le spécimen Z 104 b est un fragment de colonie de forme aplatie d'environ 8 × 9 cm sur 2 cm de hauteur (pl. 1, 3).

Par suite de la dissolution du squelette, une partie de la colonie, et notamment la surface inférieure, apparaît sous forme de relief inversé. A la surface distale, certains calices se présentent de la même façon, la fosse du calice étant en relief. En d'autres endroits, l'érosion n'a laissé apparaître que la muraille interne. Enfin, une partie de la surface distale est bien préservée. Elle comporte une dizaine de calices semblables à ceux du lectotype Z 104 a-1, mais dont la muraille interne plus prononcée est formée de septes épaissis en fuseaux denticulés.

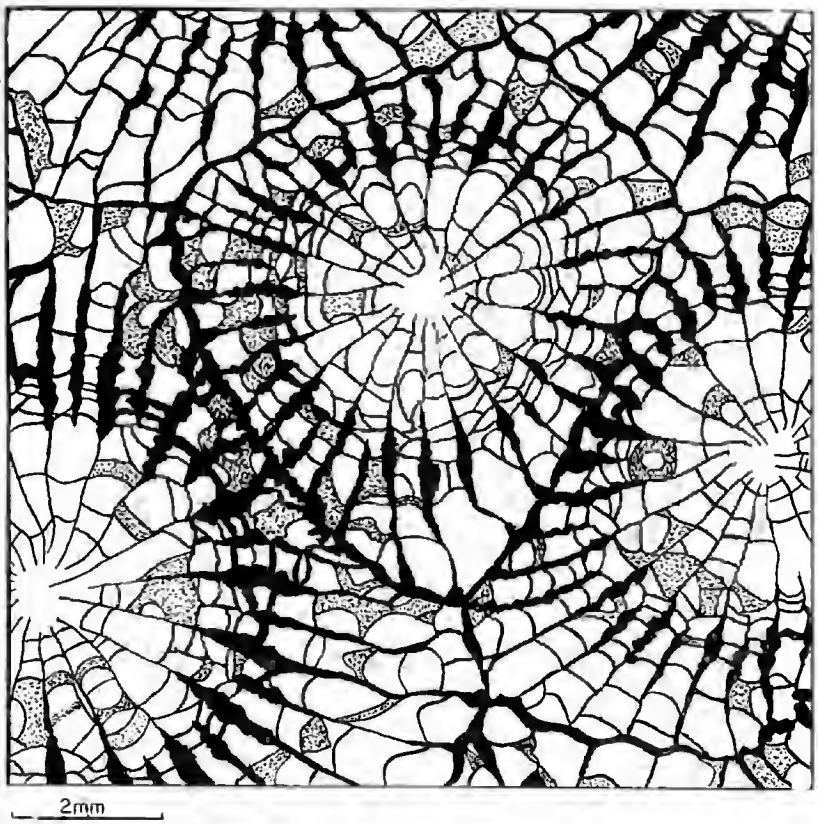


Fig. 4. — *Hexagonaria* cf. *buxutiensis* Tsien, 1977 (éch. Z 104b, syntype figuré de « *Acervularia* » *davidsoni* M.-E. et H., 1851, pl. 9, partie droite de la fig. 4). Coupe transversale. L'épaississement en fuseaux bien nets des septes est l'un des caractères qui différencie cet échantillon du lectotype et nous autorise à le rapprocher de *H. buxutiensis*. Entre le corallite de gauche et celui du milieu on distingue les contours d'une muraille trabéculaire. Ailleurs, elle est régulièrement onduleuse.

Le nombre de septes est de 18 × 2 à 20 × 2 dans les stades adultes pour une distance de centre à centre de 7 à 9 mm.

La coupe transversale (pl. III, 3, 4) montre une muraille externe à ligne noire médiane régulièrement ondulée, les septes étant le plus souvent attachés aux parties convexes vers l'axe des ondulations. Tant que le corallite n'a pas atteint son plein développement, la muraille s'interrompt pour former des segments inégaux, éléments d'une structure trabéculaire.

Les septes s'épaississent fortement au niveau de la muraille interne où ils sont renflés en fuseaux dont les faces latérales sont denticulées par la forme des trabécules. Les septes mineurs sont moins épais que les majeurs.

Les extrémités internes des septes majeurs sont régulièrement situées en retrait de l'axe.

En coupe longitudinale (pl. III, 5), le dissépimentarium montre une à quatre rangées de dissépiments situées de part et d'autre du bombement correspondant à la muraille interne. Les planchers axiaux, relevés et aplatis, sont entourés d'une série de planchers périaxiaux incurvés.

L'épaisseur des septes permet une bonne observation des trabécules dont les plus externes partent de la muraille et se relèvent vers le haut et l'intérieur, tandis que les plus internes forment des éventails serrés au niveau de la muraille interne.

L'échantillon décrit ci-dessus diffère du lectotype Z 104 a-1 par les caractères suivants :

— corallites légèrement plus petits ;

— 18 à 20 septes majeurs au lieu de 20 à 22 ;

— septes régulièrement épaissis en fuseaux bien nets ;

— tabularium plus régulier et plus nettement différencié en deux régions, axiale et périaxiale.

Cet échantillon, faisant pourtant partie de la figure composite de Milne-Edwards et Haime, appartient donc à une espèce différente d'*Hexagonaria davidsoni*. Il est proche de *Hexagonaria buxutiensis* Tsien, 1977, du Frasnien de Belgique.

Attribution générique

Acervularia davidsoni a été rangé par les auteurs récents tantôt dans *Hexagonaria*, tantôt dans *Marisastrum*.

Hexagonaria Gürich, 1896, a des calices à plate-forme subhorizontale, des septes épaissis en fuseau et carénés dans le dissépimentarium, des trabécules monacanthes disposées obliquement de la périphérie vers l'intérieur.

Les auteurs donnent de *Marisastrum* Rozkowska, 1965, la définition suivante : corallites avec une muraille interne bien nette en forme d'anneau autour du tabularium, le dissépimentarium étant réfléchi. Les trabécules du type rhipidacanthe forment des éventails dans la muraille interne.

Toutefois, ce genre n'est pas assez bien connu car l'espèce-type, *Cyathophyllum sedgwicki* M.-E. et H., 1851, n'a pas été retrouvée dans la localité-type (Torquay, sud du

Devon). Le matériel ancien, conservé au British Museum (Natural History) — dont le lectotype R 48451 (figuré par M.-E. et H., 1853, pl. 52, fig. 3 et par Scrutton, 1967, pl. 40, fig. 1) et un spécimen certainement conspécifique, R 15269 (figuré par Rozkowska, 1965, fig. 1) — montre des carènes régulières mais faibles. La seule section oblique visible sur le spécimen R 15269 montre des trabécules obliques vers le haut et l'intérieur, disposition qui se retrouve sur la figure du néotype de *Hexagonaria hexagona* (Goldfuss) publiée par Birenheide, 1969, pl. 1, fig. 1 b. Comme il n'y a pas de lame mince, on ne peut pas affirmer la présence de rhipidacanthes.

Le matériel de référence étant donc insuffisant, nous ne retenons pas *Marisastrum* et classons *Acervularia davidsoni* dans *Hexagonaria*. Du reste, nombre d'auteurs n'acceptent pas le genre *Marisastrum* qu'ils considèrent comme synonyme d'*Hexagonaria* (Birenheide, 1969 : 41) ou d'*Haplothecia* Frech, 1885 (Jell, 1969 : 66 ; Jell et Hill, 1970 : 35, avec doute). *H. davidsoni* n'appartient certainement pas à *Haplothecia* dont les septes portent de très fortes carènes dans le dissépimentarium et dont les trabécules sont beaucoup plus complexes.

Diagnose complétée d'*Hexagonaria davidsoni*

D'après la description et les considérations que nous avons vues ci-dessus, on peut donner la diagnose suivante d'*H. davidsoni* :

Hexagonaria à corallites de taille moyenne, à plate-forme calicinale légèrement inclinée vers la périphérie et à faible muraille interne. Septes minces, parfois renflés en fuseau et très légèrement ou pas carénés. Dissépimentarium réfléchi, avec 3 à 6 rangs de dissépiments internes serrés. Planchers composés, peu serrés, relevés dans l'étroite zone axiale où ils sont aplatis ou désordonnés. Dimensions : distance de centre à centre : 7 à 11 mm ; diamètre de la muraille interne : 5-6 mm ; diamètre du tabularium : 3,5 à 5 mm ; nombre de planchers sur 5 mm : 10 à 12 ; nombre de septes majeurs : 20 à 22.

Rapports et différences, répartition

De toutes les espèces décrites appartenant réellement au genre *Hexagonaria*, c'est *H. mae* Tsien, 1977, qui se rapproche le plus de *H. davidsoni* : de taille généralement plus grande, il a moins de septes majeurs (17-18 au lieu de 20-22), plus de carènes et surtout des septes mineurs remarquablement longs. Les parois du calice sont moins abruptes. *H. sedgwicki* (M.-E. et H., 1851) (fondé sur le seul matériel anglais) et *H. buxutiensis* Tsien, 1977, sont plus petits et n'ont que 15 à 17 septes majeurs et un épaississement en fuseau nettement plus marqué.

H. davidsoni, d'abord connu dans le Boulonnais (description originale de Milne-Edwards et Haime, travaux de Gosselet et de Rigaux), puis maintes fois cité ou figuré à titre de comparaison, a été décrit pour la première fois en Pologne par M. Moenke (1954 : 468, pl. II, fig. 7-9), dans le Frasnien des monts de Ste-Croix. Les échantillons figurés par cet auteur ont des septes sinueux et irrégulièrement épaissis. Nous les maintenons avec doute dans l'espèce.

En Belgique, *H. davidsoni* a été décrit par Sorauf (1967 : 38, fig. 7-1a, b) dans le Frasnien du massif de Philippeville. Par son étroit dissépimentarium fortement incliné vers l'intérieur et les planchers aplatis, cette espèce est en fait un *Argutastraea* (voir Coen-Aubert, 1980 : 16).

Enfin, *H. davidsoni* a également été décrit et figuré en Belgique par M. Coen-Aubert (1974, 1977, 1980) et par H. H. Tsien (1975, 1977, 1978). Dans la plupart des cas il s'agit bien de cette espèce. Signalons, cependant, que la colonie figurée par Tsien (1978 : 210, fig. 14 b), qui a des septes mineurs nuls ou réduits, est à rapprocher de *Donia vesiculosa* Coen-Aubert, 1980. Par ailleurs, l'espèce en provenance du massif de la Vesdre (Coen-Aubert, 1974, pl. 2, fig. 2) est un *Argutastraea* (voir Coen-Aubert, 1980 : 16). Enfin, la colonie figurée par Coen-Aubert (1980, pl. 2, fig. 3) est également à exclure de *H. davidsoni* pour les raisons suivantes : il y a nettement moins de septes majeurs (16-17), le dissépimentarium est beaucoup plus convexe, le fuseau des septes est nettement marqué et délimité. Les autres colonies figurées dans ce même travail rentrent bien dans l'espèce (Frasnien du massif de Philippeville et des environs de Givet, France).

En conclusion, *Hexagonaria davidsoni* est actuellement connu dans le Frasnien du Boulonnais, du bassin de Dinant (Belgique et région de Givet) et probablement en Pologne.

« **Pseudoacervularia** » **profunda** (Michelin, 1845)
(Fig. 5-8 ; pl. IV, V)

non 1842. — *Cyathophyllum profundum* Germar *in* Geinitz : 579, pl. X, fig. 14, 14a. Cette espèce, du Permien d'Ilmenau (Allemagne), appartient au genre *Calophyllum* Dana, 1846.
1845. — *Cyathophyllum profundum* Michelin : 184, pl. 48, fig. 1.
1850. — *Lithostrotion profunda* (Michelin) ; d'Orbigny : 106 (citation).

Remarque. — Le nom spécifique *profundum* Michelin demeure utilisable malgré l'antériorité de *Cyathophyllum profundum* Germar *in* Geinitz, 1842, en vertu de l'article 17, § 1 et 3 du Code International de Nomenclature Zoologique.

Matériel original

Dans la collection Michelin, deux spécimens sont étiquetés *Cyathophyllum profundum*. L'un d'eux (n° M 00891) correspond bien à la figure 1 (pl. 48) de Michelin. L'autre (n° M 00927) est un petit fragment dont les calices peu profonds n'ont pas de fosse aux parois abruptes faisant un angle droit avec le plateau calicinal. Un polissage longitudinal montre qu'il s'agit d'un *Hexagonaria* à petits calices.

Lectotype (choisi ici) : spécimen n° M 00891 ; figuré par Michelin (1846, pl. 48, fig. 1). Figuré ici, fig. 5-8, pl. IV et V. Collection Michelin, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. État actuel : une colonie sectionnée en deux fragments, un moulage, Une lame et trois empreintes transversales, une lame et deux empreintes longitudinales.

Locus typicus : « Environs de Boulogne-sur-mer, (Pas-de-Calais) ». Dans cette région, le Paléozoïque n'affleure qu'aux environs de Ferques.

Stratum typicum : On lit dans la légende de la planche 48 de Michelin : « Terrain

Dévonien ». Les seuls étages dévoniens représentés à Ferques par des formations calcaires sont le Givétien et le Frasnien.

Description du lectotype

Petite colonie cérioïde arrondie et bombée de 65 mm de diamètre et de 20 mm de hauteur. La surface inférieure, à peu près plane, est constituée d'une holothèque pourvue de stries fines et de bourrelets et dont les ondulations correspondent aux flancs des corallites périphériques de la colonie.

La surface supérieure (pl. IV, 1, 2) comporte une cinquantaine de calices remarquablement réguliers en taille (distance de centre à centre : 7 à 8 mm), polygonaux, à 5 ou 6 côtés. Ils sont séparés par une muraille droite, nette, mais peu saillante et à zigzags peu marqués.

La plate-forme calicinale, étroite (1 à 2 mm) est légèrement inclinée vers la périphérie. Elle est limitée vers l'intérieur par la muraille interne (4 à 5 mm de diamètre) qui forme une crête qui la sépare très nettement de la fosse calicinale. Celle-ci est remarquable par sa profondeur (5 à 6 mm) et par ses parois presque verticales. Du fond plat s'élève souvent une protubérance axiale.

Les septes des deux ordres (2 × 14 à 2 × 16) sont un peu saillants mais seuls les majeurs pénètrent au fond de la fosse du calice. Dans les meilleurs cas, on distingue bien les dentelures de leur bord interne. Quelques petits bourgeons se forment à la périphérie de la colonie.

Coupes transversales

La muraille externe est relativement épaisse (0,15 à 0,2 mm) et droite. Les septes lui sont régulièrement soudés. Ils sont minces et à peu près lisses à la périphérie, puis ils s'épaississent en un fuseau court et épais qui se termine brutalement en pointe au bord du tabularium. Les septes mineurs s'arrêtent là et occupent un tiers ou un peu plus du rayon. Les septes majeurs se prolongent en forme de filament rectiligne jusqu'à une faible distance du centre. Les traces des dissépiments sont peu nombreuses à l'extérieur de la muraille interne, mais nombreuses (3-4 rangs) et serrées à l'intérieur. A la limite de ces deux régions il y a souvent un épaississement stéréoplasmique. On observe quelques sections de planchers dans le tabularium.

Coupes longitudinales

Trois à cinq rangées de dissépiments externes bien globuleux, disposés en pente douce vers l'extérieur, deux à quatre rangs de dissépiments internes, beaucoup plus petits, beaucoup moins globuleux et presque verticaux. La limite entre ces deux zones correspond à la muraille interne. Elle est occupée par des dissépiments spécialisés (Sorauf, 1967 : 11), très convexes, certains en forme de fer à cheval. Ils ne sont épaissis que du côté interne. Ils apparaissent seuls dans le bourgeon sous la forme peneckielloïde (fig. 8). Le tabularium contient deux sortes de planchers : des lames axiales planes ou le plus souvent relevées au centre, contre lesquelles s'appuient des lames périaxiales plates ou concaves. On note même quelques grosses vésicules supplémentaires au contact des dissépiments. Les planchers

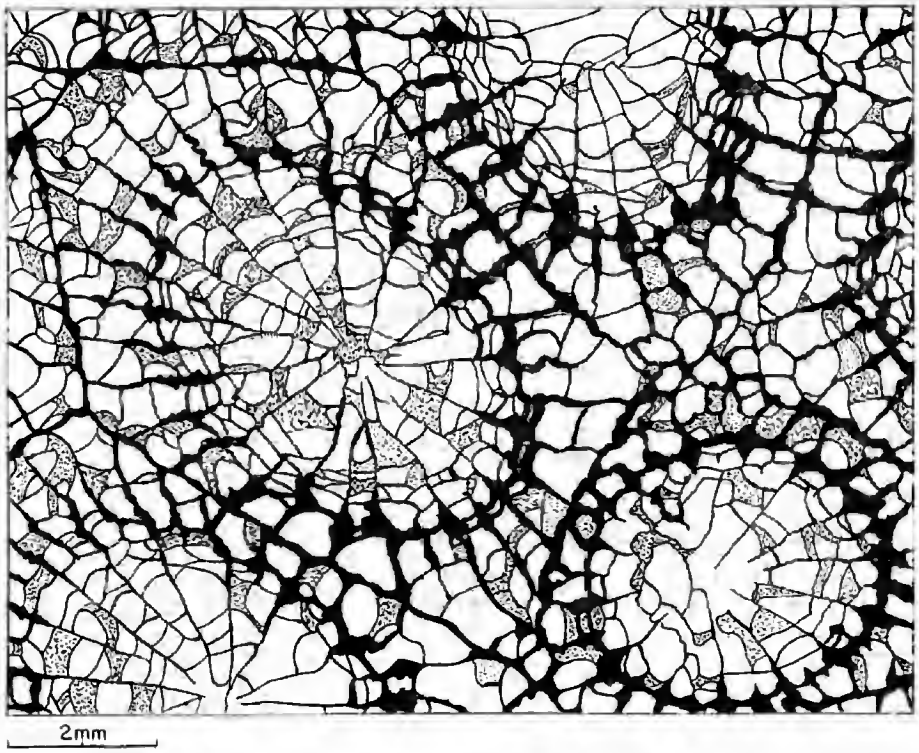


Fig. 5. — « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin, 1845) (éch. M 00891, lectotype). Coupe transversale.

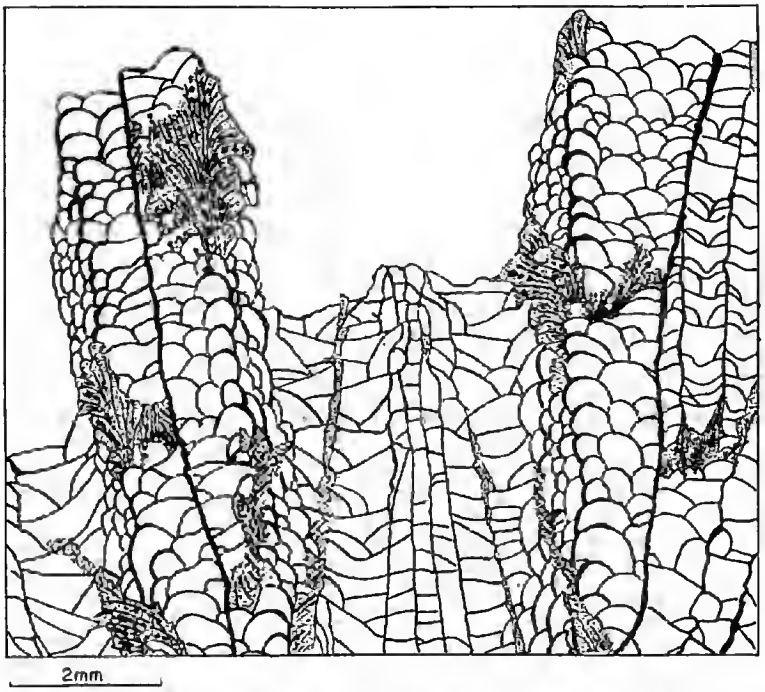


Fig. 6. — « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin, 1845) (éch. M 00891, lectotype). Coupe longitudinale. Des dissépiments spécialisés, parfois en fer à cheval, séparent les dissépiments externes, inclinés vers la périphérie, des dissépiments internes, petits et subverticaux. Les éventails de trabécules sont situés au niveau du bombement correspondant aux dissépiments spécialisés. Cette disposition distingue clairement cette espèce d'*Hexagonaria* cf. *buxutiensis* dont la coupe transversale (fig. 4) est par ailleurs relativement similaire à celle de « *Pseudoacervularia* » *profunda* (fig. 5). Comparer la figure ci-dessus avec la coupe longitudinale d'*H.* cf. *buxutiensis*, pl. III, 5.

axiaux interfèrent avec les extrémités des septes majeurs pour former la bosse axiale visible au fond des calices.

Structure fine

La muraille, dans les stades les plus précoces, a une structure trabéculaire. Quand le bourgeon commence à se séparer, on voit en coupe transversale des trabécules peu nombreuses, désordonnées, soudées à la partie axiale très mince, déjà formée, des septes. Ces trabécules semblent alors faire partie de la muraille interne. Plus tard, les trabécules, dont certaines font partie des septes, se touchent complètement (fig. 7).

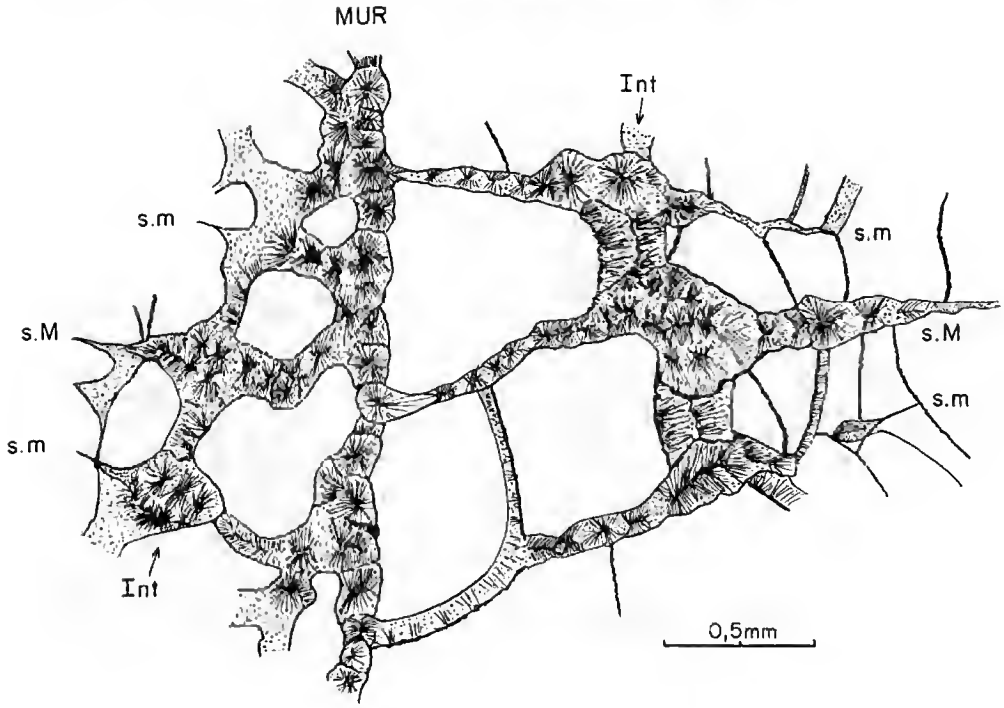


Fig. 7. — « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin, 1845) (éch. M 00891, lectotype). Coupe transversale. Muraille externe (ou intercalicinale) entre deux corallites dont l'un — celui de gauche — n'est pas complètement développé : elle est formée de trabécules contiguës, dont certaines font partie des septes. Les septes sont constitués de monacanthes et de rhipidacanthes. Ceux-ci ont une disposition irrégulière dans la région épaissie des septes formant la muraille interne. Comparer avec la disposition des rhipidacanthes en rangs serrés (pl. V, 5). MUR : muraille externe ; Int : muraille interne ; s. M : septes majeurs ; s. m. : septes mineurs.

Entre deux corallites complètement formés, la nature trabéculaire de la muraille n'est indiscutable qu'aux rares endroits où elle est un peu épaisse. Ailleurs, elle paraît soit uniformément sombre, soit pourvue d'une ligne médiane diffuse : ces variations se retrouvent dans la partie périphérique des septes qui la rejoignent.

En coupe longitudinale, la muraille externe apparaît également tantôt nettement trabéculaire (pl. V, 1), tantôt formée par des segments à ligne noire diffuse. Ces segments ne se superposent pas exactement dans le prolongement l'un de l'autre. Leurs extrémités divergent légèrement par rapport au plan de la muraille (fig. 8).

En résumé, quoique d'aspect variable, la structure de la muraille nous paraît être comparable à celle des septes.

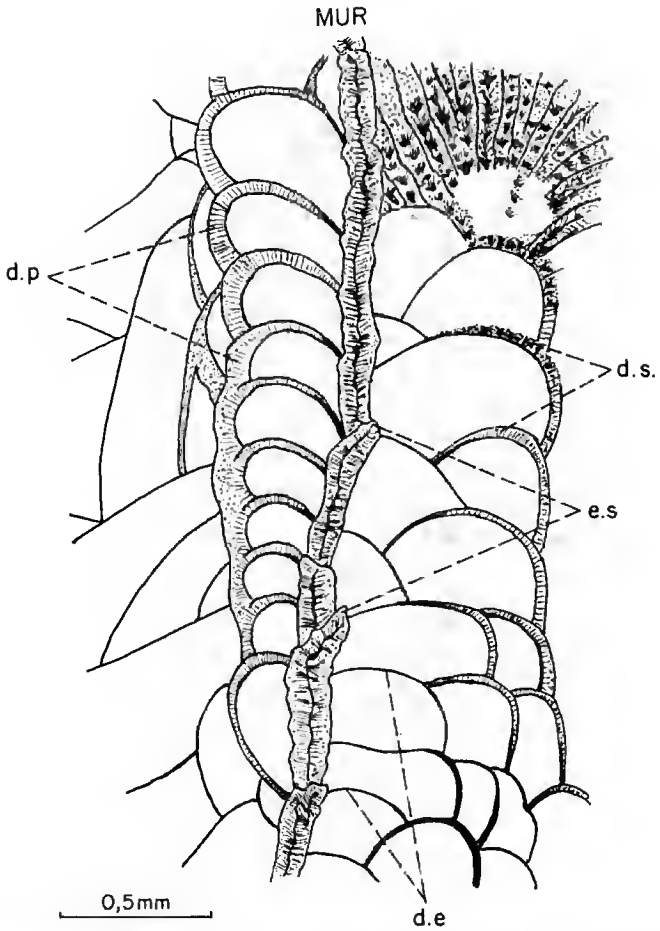


Fig. 8. — « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin, 1845) (éch. M 00891, lectotype). Coupe longitudinale perpendiculaire à la muraille externe (ou interealicinale). A droite de la muraille, dissépiments externes et « spécialisés » d'un corallite adulte. A gauche, bourgeon, dont les dissépiments spécialisés, de forme peneckielloïde, s'appuient contre la muraille. Muraille à ligne noire diffuse, formée de segments superposés dont les extrémités distales divergent par rapport au plan de la muraille. En haut à droite, éventail de trabécules rhipidacanthes montrant les alignements de « granules trabéculaires » disposés selon les lignes d'accroissement du septe. MUR : muraille ; d.e : dissépiments externes ; d.s : dissépiments « spécialisés » ; d.p : dissépiments peneckielloïdes ; e.s : extrémités distales des « segments » de la muraille.

La nature trabéculaire des septes est nette dans la région épaissie en fuseau (fig. 7). Cette zone est formée par un éventail de trabécules redressées, visible en coupe longitudinale. Vers l'intérieur, ces trabécules s'abaissent jusqu'à l'horizontale. Vers l'extérieur, elles se redressent au contraire pour devenir parallèles aux trabécules les plus périphériques qui prennent naissance dans la muraille externe (pl. V, 1).

On distingue bien les bouquets de fibres à l'intérieur des trabécules. Celles-ci montrent des ramifications latérales bien visibles dans la coupe longitudinale perpendiculaire au septe (pl. V, 3, 4). En coupe longitudinale parallèle au plan du septe, ces ramifications apparaissent comme des « granules trabéculaires » disposés dans l'alignement des trabécules à la base ou au sommet de l'éventail (pl. V, 2) ou encore selon les lignes d'accroissement du septe (fig. 8). Ces trabécules sont donc des rhipidacanthes. En coupe transversale, ceux-ci se présentent parfois régulièrement serrés les uns contre les autres (pl. V, 5), mais leur disposition est le plus souvent beaucoup moins régulière (fig. 7). Notons par ailleurs que les parties minces ou peu épaissies des septes sont généralement constituées de monacanthes.

Attribution générique

« *Cyathophyllum* » *profundum* n'est rangé commodément dans aucun genre existant.

Les genres massifs de Phillipsastraeidae à muraille continue, à éventails trabéculaires et à dissépimentarium fortement relevé sont :

Sulcorphyllum Pedder, 1964
Trapezophyllum Etheridge, 1899
Stellatophyllum Spassky, 1968
Frechastraea Scrutton, 1968
Smithicyathus Rozkowska, 1979
Peneckiella Soshkina, 1939 (formes cérioïdes)
Phillipsastrea d'Orbigny, 1849
Pseudoacervularia Schlüter, 1881

« *Cyathophyllum* » *profundum* n'a pas la muraille à trois couches ni les dissépiments externes plats de *Sulcorphyllum*. Ses nombreux dissépiments bombés le distinguent nettement de *Trapezophyllum* qui ne possède qu'une rangée de dissépiments et une de dissépiments en fer à cheval.

Stellatophyllum possède un dissépimentarium relevé mais il n'a pas de dissépiments internes et surtout la nature de sa muraille externe et de ses trabécules n'est pas connue.

Frechastraea, basée sur l'espèce-type, *F. pentagona* (Goldfuss), a un dissépimentarium beaucoup moins relevé et des septes à épaississement court et si fort que la muraille interne devient presque continue. En outre, les trabécules ne montrent jamais les ramifications des rhipidacanthes.

Smithicyathus se distingue de notre espèce par la régularité des dissépiments en fer à cheval, l'absence de dissépiments internes, et par la dégénérescence périphérique des septes.

Notre espèce, à l'état de bourgeon, présente les mêmes dissépiments que les formes cérioïdes de *Peneckiella*, mais le dissépimentarium s'élargit beaucoup et se complique à l'état adulte.

« *Cyathophyllum* » *profundum* rentrerait dans le genre *Phillipsastrea* dans l'acception de Scrutton, 1968, par la forme pseudocérioïde de la colonie (c.-à-d. à muraille formée d'éléments trabéculaires et non à muraille continue à 3 couches), les trabécules en éventails et la présence de dissépiments en fer à cheval. Toutefois, chaque corallite adulte est ici complètement entouré par la muraille, ce qui nous empêche de classer l'espèce dans le même genre que *P. hennahi*, l'espèce-type.

Notre espèce correspond exactement au concept du genre *Pseudoacervularia* créé par Schlüter (1881) pour des coraux proches de *Phillipsastrea* (*Acervularia* au sens de Milne-Edwards et Haime) mais à muraille externe continue. L'espèce-type de *Pseudoacervularia* (*Acervularia coronata* M.-E. et H., 1851) étant encore mal connue, nous n'utilisons ce genre que provisoirement. L'un des deux spécimens figurés est d'ailleurs en cours de révision par l'un de nous (J.-Cl. B.).

Affinités : « *Pseudoacervularia* » *profunda* se distingue d'espèces comme « *Pseudoacervularia* » *macrommata* (Roemer, 1855) (voir Pickett, 1967, pl. 2, fig. 8) et de « *Pseudoacervularia* » *ananas* (Goldfuss, 1826) par son épaississement en fuseaux plus courts se rapprochant davantage de la forme en massue. Ce dernier caractère se retrouve bien dans *Phillipsastrea roskowskae* Scrutton, 1968, qui diffère de « *Pseudoacervularia* » *profunda* par des dimensions moindres, une muraille interne et un tabularium plus étroits et par des septes mineurs beaucoup plus minces que les septes majeurs.

Répartition : Aucun exemplaire nouveau n'a été trouvé dans la localité-type, ni décrit dans d'autres régions d'Europe. « *Pseudoacervularia* » *profunda* n'est donc présentement connu que dans le Givétien ou le Frasnien de la région de Ferques.

Remerciements

Nous remercions le Dr. B. R. Rosen, Miss J. G. Darrell et Mr. R. F. Wise (British Museum, Natural History, Londres), pour leur accueil et les facilités qu'ils nous ont accordées pour l'étude des collections dont ils ont la charge. Nous sommes reconnaissants à Mlle D. Brice (Faculté libre des Sciences, Lille) et au Dr. J. S. Jell (University of Queensland, St Lucia, Australie), qui nous ont fait bénéficier de leur connaissance des Phillipsastraeidae. Nos remerciements vont également à M. R. Verbeke (Muséum d'Histoire naturelle, Paris) pour le soin qu'il a apporté à la confection des lames minces, ainsi qu'à Mme J. Chalavoux, Mme F. Pilard et M. D. Sebrette (Muséum, Paris) pour leur contribution à la partie photographique et graphique de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Birenheide, R., 1969. — Typen mittel-und oberdevonischer Rugosa aus der Sammlung Goldfuss. *Senckenberg. leth.*, **50** (1) : 37-55, pl. 1-5.

Brice, D., M. Coen, S. Loboriak et M. Streel, 1981. — Précisions biostratigraphiques relatives au Dévonien supérieur de Ferques (Boulonnais). *Annls Soc. géol. N.*, **100**.

Coen-Aubert, M., 1974. — Le Givétien et le Frasnien du Massif de la Vesdre. Stratigraphie et paléogéographie. *Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci., in-4o*, 2e série, **18** (2) : 146 p., 10 pl.

— 1977. — Distribution stratigraphique des Rugueux massifs du Givétien et du Frasnien de la Belgique. *Annls Soc. géol. N.*, **97** : 49-56.

— 1980. — Rugueux massifs cérioïdes du Givétien et du Frasnien de la Belgique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **51** (14) : 1-53, 12 pl.

Etheridge, R., 1899. — Descriptions of new or little-known Victorian Palaeozoic and Mesozoic Fossils, n° 1. Geol. Surv. Victoria Prog. Rept. XI : 30-36, pl. A, B.

Frech, F., 1885. — Die Korallenfauna des Oberdevons in Deutschland. *Z. dt. geol. Ges.*, **37** : 21-130, pl. I à XI.

Geinitz, H. B., 1842. — Ueber einige Petrefakte des Zechsteins und Muschelkalks. *Neues Jb. Geogn., Geol. u. Petrefakten-Kunde* : 576-579, pl. X.

Goldfuss, A., 1826. — Petrefacta Germaniae... Vol. I, part I. Düsseldorf, 76 p., 25 pl.

Gürich G. 1896. — Das Palaeozoicum des Polnischen Mittelgebirges. *Verh. Russ.-Kais. Min. Ges. St. Petersb.*, (2) **32** : vi + 539, pl. I-XV.

Hill, D., 1956. — Rugosa. *In* : R. C. Moore, Treatise on Invertebrate Palaeontology. Lawrence, Kansas, pt F. : F 233-327.

Jell, J. S., 1969. — Septal microstructure and classification on the Phillipsastraeidae. *In* : K. S. W. Campbell (ed.), Stratigraphy and palaeontology. Essays in Honour of Dorothy Hill. Austr. Nat. Univ. Press. Canberra, p. 50-73, 2 pl., 11 fig.

Jell, J. S., et D. Hill, 1970. — Devonian Corals from the Canning Basin, Western Australia. Geol. Surv. West. Australia, Bull. 121 : 158 p., 20 pl.

Michelin, J. L. H., 1841-1848. — Iconographie zoophytologique, description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et des pays environnants, Paris : xii + 1-348 ; atlas pl. I-LXXIX (1845 : 145-185).

Milne-Edwards, H., 1860. — Histoire Naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Paris, III : 1-560.

Milne-Edwards, H., et J. Haime, 1851. — Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **5** : 1-502, 20 pl.

Milne-Edwards, H., et J. Haime, 1853. — A Monograph of the British Fossil Corals. Part 4. Palaeontogr. Soc. (Monogr.) : 211-244, pl. 47-56.

Moenke, M., 1954. — (Genus *Hexagonaria* in the Devonian of the Holy Cross Mts.). *Acta geol. pol.*, **9** (4) : 445-483, pl. I-II.

Orbigny, A. d', 1849. — Note sur des polypiers fossiles. Paris : 1-12.

— 1850. — Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. Paris. I : lx + 1-394.

Pedder, A. E. H., 1964. — Two new Genera of Devonian Tetracorals from Australia. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **88** (3) (for 1963) : 364-367, pl. 19.

Pickett, J., 1967. — Untersuchungen zur Familie Phillipsastreidae (Zoantharia rugosa). *Senckenberg. leth.*, **48** (1) : 1-89, 7 pl.

Roemer, C. F., 1883. — Lethaea geognostica, Theil 1, Lethaea palaeozica, Stuttgart, **1** (2) : 113-544.

Roemer, F. A., 1855. — Beiträge zur geologischen Kenntniss des nordwestlichen Harzgebirges III. Abt. Palaeontographica, **5** : iv + 1-44, pl. 1-8.

Rozkowska, M., 1965. — Marisastridae nov. fam. and *Marisastrum* n. gen. (Devonian Corals). *Acta palaeont. pol.*, **10** (2) : 261-266, fig. 1-2.

— 1979. — Contribution to the Frasnian Tetracorals from Poland. *Palaeont. pol.*, **40** : 3-56, 10 pl.

Schlüter, C., 1881. — Ueber einige Anthozoen des Devon. *Z. dt. geol. Ges.*, **13** : 75-108, pl. VI-XIII.

Scrutton, C. T., 1967. — Marisastridae (Rugosa) from South-East Devonshire, England. *Palaeontology*, **10** (2) : 266-279, pl. 40-43.

— 1968. — Colonial Phillipsastraeidae from the Devonian of South-East Devon, England. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **15** (5) : 181-281, 18 pl.

SMITH, S., 1945. — Upper Devonian Corals of the Mackenzie River region, Canada. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, **59** : VIII + 1-126, 35 pl.

SOCHKINA, E. D., 1939. — (Upper Devonian Rugose Corals from the Western Slope of the Southern Ural Mountain, and Middle Ural Mountain). *Trud. Paleont. Inst.*, **9** (2) : 1-159, pl. I-XIV.

SORAUF, J. E., 1967. — Massive Devonian Rugosa of Belgium. *Paleont. contr. Univ. Kans.*, **16** : 1-41, 14 fig.

SPASSKY, N. Ja., 1968. — *In* : E. Z. BULVANKER *et al.*, Nouveaux représentants de Tétracoralliaires d'URSS, p. 14-15. *In* : B. P. MARKOVSKY (ed.), Nouvelles espèces de plantes et d'invertébrés fossiles d'URSS. « Nedra », Moscou. II : 440 p., 69 pl.

STEWART, G. A., 1938. — Middle Devonian corals of Ohio. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, **8** : VII + 1-120, 20 pl.

STUMM, E. C., 1949. — Revision of the families and genera of the Devonian Tetracorals. *Mem. geol. Soc. Am.*, **40** : 1-95, 25 pl.

TSIEN, H. H., 1975. — Introduction to the Devonian reef development in Belgium, p. 3-43, 29 fig. *In* : Livret-guide, Excursion C, Second Symp. intern. Coraux Récifs coralliens fossiles. Serv. Géol. Belg., Bruxelles.

— 1977. — The sequence and distribution of Frasnian Rugose coral faunas in Belgium. *Mém. B.R.G.M.*, **89** : 203-220, 11 fig.

— 1978. — Rugosa massifs du Dévonien de la Belgique. *Mém. Inst. géol. Univ. Louvain*, **29** : 197-229.

Toutes les figures des planches I à V se rapportent à des spécimens-types de MILNE-EDWARDS *et* HAIME *et de* MICHELIN, *dont la position géographique et stratigraphique peu précise est discutée dans le texte.*

Les échantillons figurés appartiennent aux collections de l'Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Planches I à III : collection Milne-Edwards. Planches IV et V : collection Michelin.

(Planche I, 1-3 et IV, 1-2 : clichés D. SERRETTE, *Muséum, Paris. Planche I, 1 : cliché* J. CHALAVOUX, *Muséum, Paris.)*

PLANCHE I

1. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H., 1851) (éch. Z 104 a-1, lectotype). Cette colonie correspond à la partie gauche de la figure originale de MILNE-EDWARDS et HAIME (1851, pl. 9, fig. 4) (× 1).
2. — Détail de la même colonie (× 2,5).
3. — *Hexagonaria* cf. *buxutiensis* Tsien, 1977 (éch. Z 104 b, syntype figuré de « *Acervularia* » *davidsoni* M.-E. et H., 1851). Cet échantillon correspond à la partie droite de la figure 4 (pl. 9) de MILNE-EDWARDS et HAIME, 1851.
4. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H., 1851) (éch. 104 a-2, Paralectotype). Détail montrant quelques calices (× 2,6).

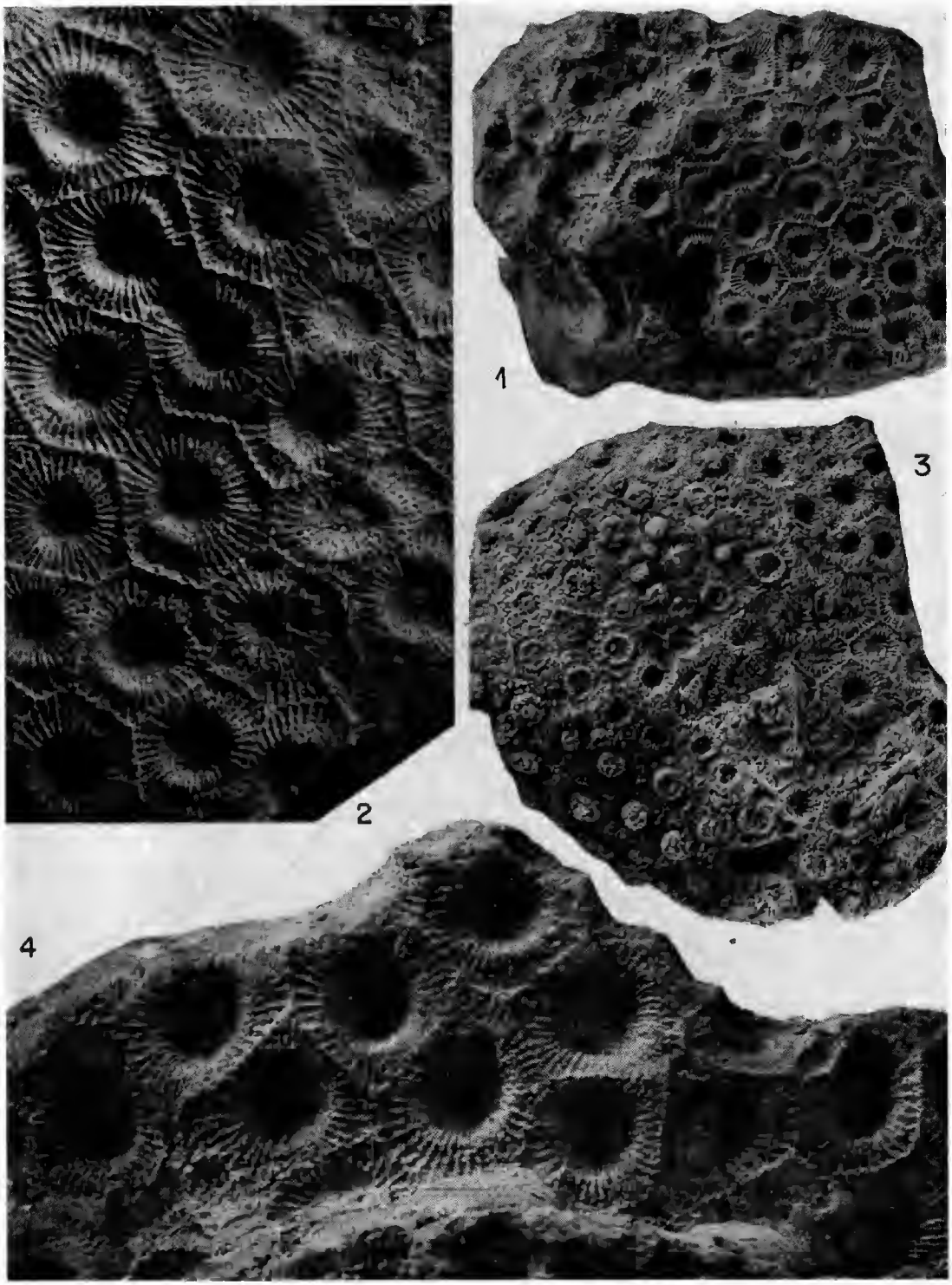


PLANCHE I

PLANCHE II

Hexagonaria davidsoni (M.-E. et H., 1851)

1-3. — Éch. Z 104 a-1, lectotype.
1 : coupe transversale T_1 (× 3).
2 et 3 : coupes longitudinales L_4 et L_5 (× 4).

4-5. — Éch. Z 104 a-2, paralectotype.
4 : coupe transversale T_1 (× 3).
5 : coupe longitudinale L_1 (× 4).

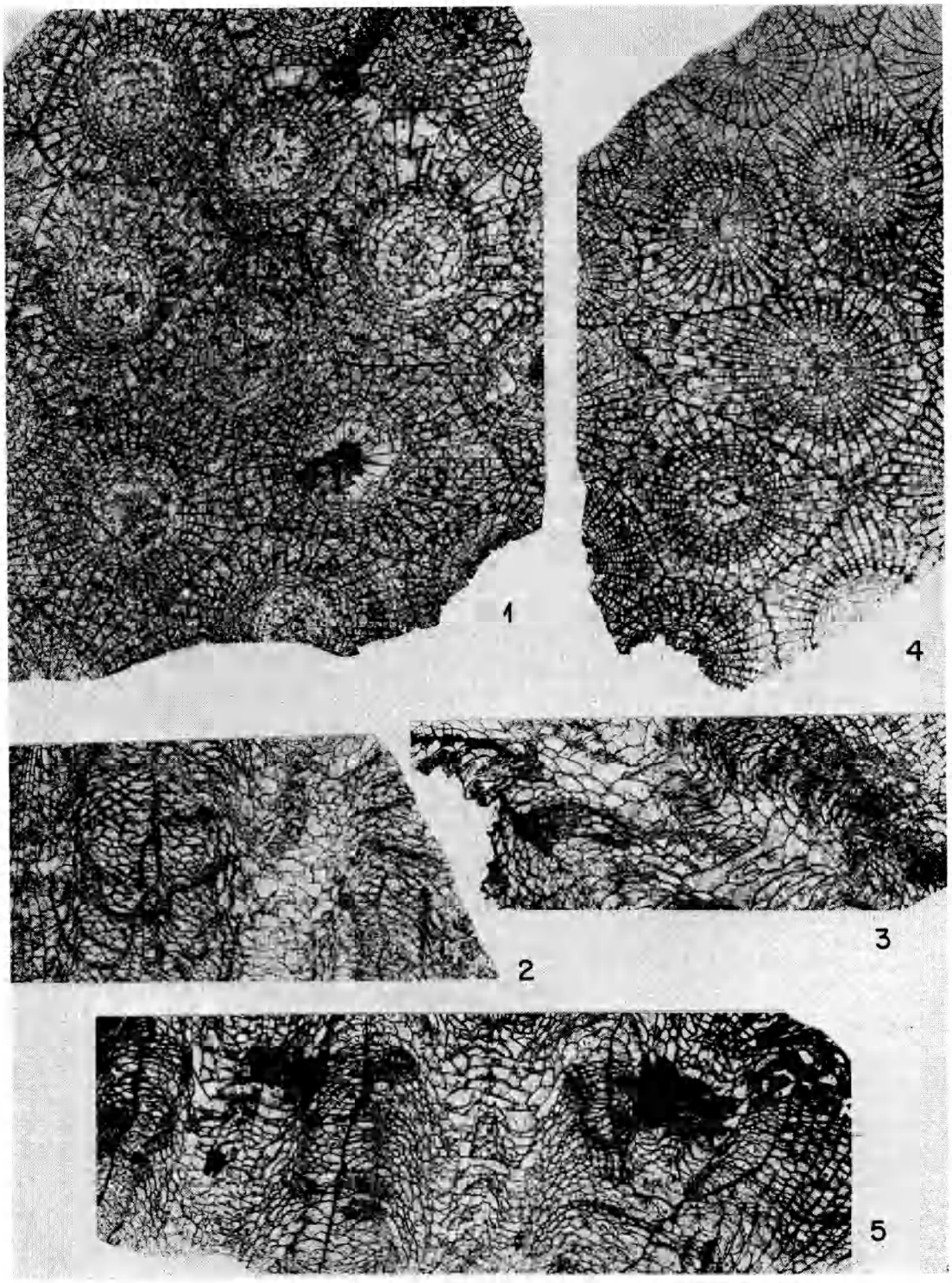


PLANCHE II

PLANCHE III

1-2. — *Hexagonaria davidsoni* (M.-E. et H., 1851) (éch. Z 104 a-1, lectotype). Lames T_2 et T_1, coupes transversales (× 6).

3-5. — *Hexagonaria* cf. *buxutiensis* Tsien, 1977 (éch. Z 104 b, syntype figuré de « *Acervularia* » *davidsoni* M-E. et H., 1851, pl. 9, partie droite de la fig. 4). 3 : coupe transversale (× 3) ; 4 : détail de la même coupe (× 6) ; 5 : coupe longitudinale (× 4).

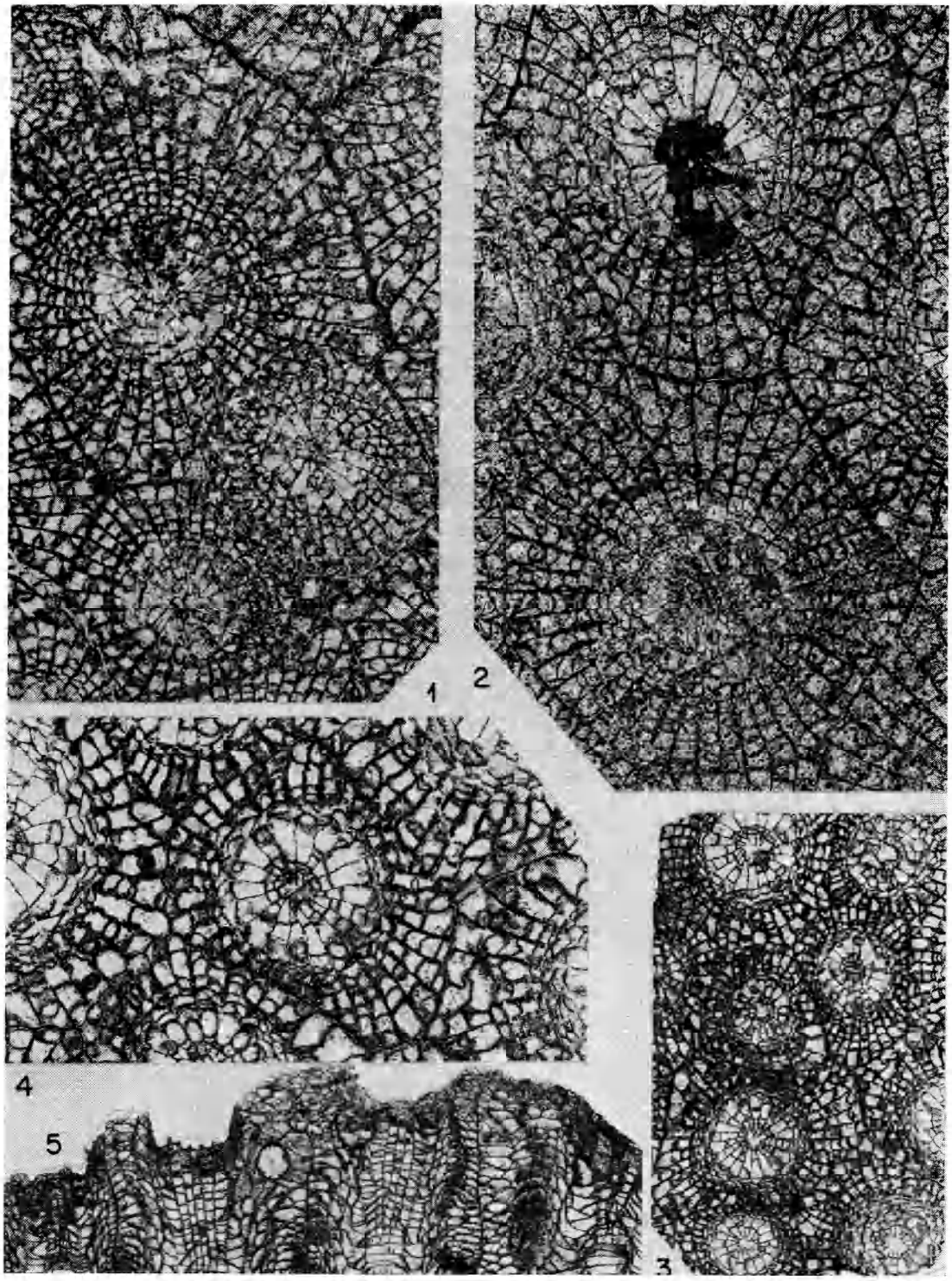


PLANCHE III

PLANCHE IV

1-5. — « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin, 1845) (éch. M 00891, lectotype).

1 : surface distale de la colonie (× 1).
2 : détail montrant la profondeur des calices et les protubérances axiales s'élevant du fond des fosses calicinales (× 2,5).
3 : coupe transversale (× 3).
4 : détail de la même coupe (× 6).
5 : coupe longitudinale (× 4).

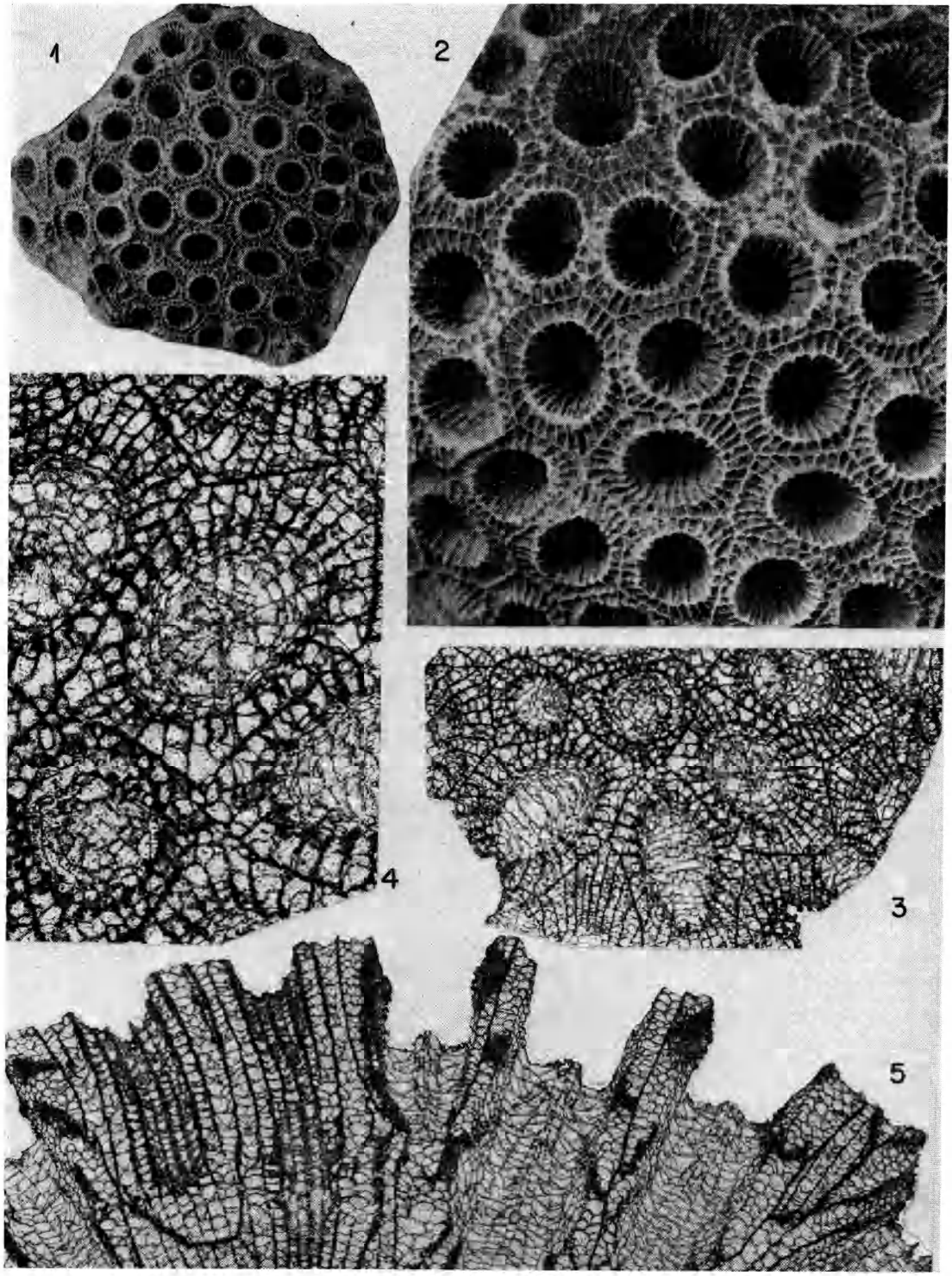


PLANCHE IV

PLANCHE V

1-5. — « *Pseudoacervularia* » *profunda* (Michelin) (éch. M 00891, lectotype).

1-2 : Coupes longitudinales passant par le plan d'un septe (× 35). 1 : les trabécules de la muraille, dont la coupe verticale perpendiculaire passe à peu près au milieu de la photo, divergent vers le haut et vers la gauche, puis butent contre les trabécules septales qui forment un éventail serré. A gauche, les trabécules s'inclinent jusqu'à l'horizontale au bord interne vertical du calice. 2 : disposition comparable à la précédente, le bord du calice étant à droite. Les « points sombres » sont les bouquets de fibres des ramifications trabéculaires des rhipidacanthes.

3-4 : Coupes verticales perpendiculaires aux septes, montrant les ramifications latérales des rhipidacanthes (× 35 et × 72).

5 : Coupe transversale dans la partie épaissie d'un septe à trabécules rhipidacanthes régulièrement serrées les unes contre les autres. La grande largeur des sections des rhipidacanthes est perpendiculaire au plan du septe (× 83).

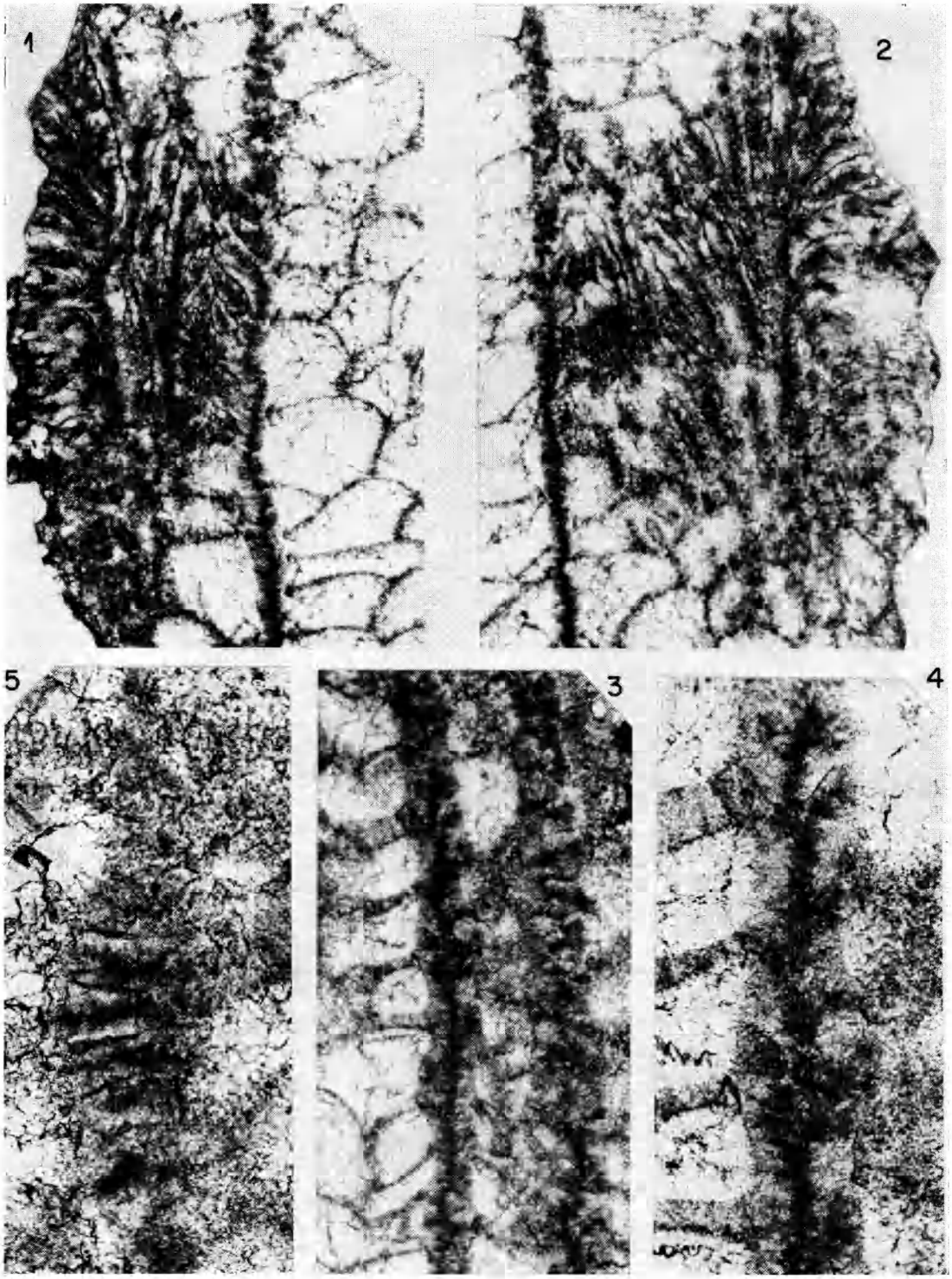


PLANCHE V

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 1 : 31-44.

Un nouveau Bovidé, *Kabulicornis ahmadi* gen. nov., sp. nov., dans le gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan

par Émile Heintz et Herbert Thomas *

Résumé. — L'examen des Bovidés du gisement pliocène de Pul-e Charkhi, en Afghanistan, révèle l'existence d'une forme de grande taille, caractérisée principalement par l'orientation de ses chevilles osseuses, dirigées dès leur base, vers l'avant, l'extérieur et le haut. Cette forme représente un genre nouveau et une espèce nouvelle : *Kabulicornis ahmadi*. Les relations de parenté de cette espèce, connue seulement dans le Pliocène inférieur du bassin de Kabul, avec les autres Bovidés fossiles et actuels, demeurent hypothétiques.

Abstract. — The preliminary study of the Bovidae from the Pliocene of Pul-e Charkhi reveals the presence of a new Bovid. This form, large in size, clearly characterized by horn cores, directed forwards, upwards and to the outside, represents a new genus and species : *Kabulicornis ahmadi*. The relationships of *K. ahmadi*, known only in the lower Pliocene of the Kabul Basin, with the extant and fossil Bovids remain hypothetical.

Le gisement de Pul-e Charkhi se trouve dans le bassin de Kabul, à 20 km à l'est de la ville de Kabul, à environ 5 km au nord-est de la bourgade de Pul-e Charkhi à 69°23'30"-34°36'00" (feuille nº 510 de la carte au 1/250 000e). Il se situe dans les « couches de Kabul » (Grebe et Homilius, 1968), connues aussi sous les noms de « pepper and salt sandstones » (Griesbach, 1887) et « marnes sableuses du Kabulistan » (Furon, 1925, 1927) et qui correspondent à la partie inférieure de la série du Lataband de Mennessier (1961, 1968).

Découvert en 1977, le gisement de Pul-e Charkhi a livré au cours d'une première fouille quelques restes de Poissons, Amphibiens, Reptiles et dix-sept espèces de Mammifères. Parmi ces derniers, les Rongeurs sont abondants alors que les autres groupes ne sont représentés que par peu de spécimens, généralement très fragmentaires. Trois Bovidés de tailles petite (7 spécimens : AFG 147, 149, 143, 145, 144, 146, 176), moyenne (1 spécimen : AFG 151) et grande (43 spécimens) existent dans ce gisement. Les deux premiers sont trop mal représentés pour être déterminables ; le troisième, le plus abondant du gisement, correspond à un nouveau genre et nouvelle espèce dont la description et l'interprétation font l'objet de ce travail. Les informations relatives au gisement et à la faune de Pul-e Charkhi ainsi qu'une discussion circonstanciée sur l'âge pliocène inférieur de ce gisement sont données *in* Brunet *et al.* (1980).

* *LA 12 et LA 49, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Famille Bovidae Gray

Incertae subfamiliae

KABULICORNIS gen. nov.

Espèce-type : *Kabulicornis ahmadi* sp. nov.

Diagnose du genre : Le genre étant monospécifique, voir la diagnose de l'espèce.

Kabulicornis ahmadi sp. nov.

Holotype (pl. I et II) : Crâne dépourvu de la région faciale et des dents, muni de la cheville droite incomplète et de la partie basale de la cheville gauche. Crâne un peu déformé par compression latérale. Structure superficielle de l'os altéré. AFG 139, coll. Institut de Paléontologie du MNHN, Paris.

Paratypes : Mandibule droite avec P_2-M_3, AFG 141 (pl. II, 1). — M^3 gauche, AFG 160 (pl. II, 2). — P^3 droite, AFG 156 (pl. II, 4).

Autre matériel : Un fragment de cheville, AFG 196. — Un fragment de basioccipital, AFG 207. — Un palais très déformé avec M^1-P^3 droites et M^1-M^2 gauches, AFG 140. — Une D^4 gauche, AFG 166 (pl. II, 3). — Plusieurs fragments de molaires supérieures, AFG 153, 158, 162, 165 et 170. — Un fragment de P^2 et de P^3, AFG 157 et 169. — M_3-M_2 droites incomplètes, AFG 152. — Fragments de P_2, P_3, P_4 et M d'une mandibule gauche, AFG 164. — M_3 droite incomplète, AFG 161 (pl. II, 5). — M_1 ou M_2 gauche, AFG 168. — Fragments de molaires inférieures, AFG 154 et 159. — P_4 droite et gauche, AFG 155 et 163 (pl. II, 6 et 7). — P_2 gauche, AFG 167. — Incisive, AFG 142. — Deux fragments d'extrémités proximales d'omoplate, AFG 186 et 188. — Deux extrémités distales d'humérus gauche et droit, AFG 195 et 180. — Fragments de radius proximal, AFG 172, 173 et 174. — Un capitato-trapézoïde et un os crochu droits, AFG 201 et 184. — Deux astragales droit et gauche, AFG 179 et 190 (pl. II, 8). — Un fragment de calcaneum droit, AFG 200. — Un cubonaviculaire et un grand cunéiforme droits, AFG 204 et 202. — Trois poulies distales de métapodes, AFG 192, 199 et 203. — Une phalange I, AFG 193.

Localité-type : Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. A 20 km à l'est de Kabul. A 5 km au nord-est de la bourgade de Pul-e-Charkhi, aux coordonnées 69°23'30"-34°36'00" de la feuille n° 510 au 1/250 000e.

Niveau-type : Niveau argileux situé à la base d'une lentille incluse dans les « couches de Kabul » (Grebe et Homilius, 1968) qui forment la partie inférieure de la série du Lataband (Mennessier, 1968) ; sédiments fluvio-lacustres.

Age : Pliocène inférieur suivant Heintz *et al.*, 1979, Brunet *et al.*, 1980.

Dérivation de noms : Nom de genre composé de Kabul, capitale de l'Afghanistan, et du latin *cornus* qui signifie corne. Espèce dédiée à Ali Ahmad Durzad, ingénieur au ministère des mines et de l'industrie d'Afghanistan.

Diagnose

Bovidé de grande taille, voisine de celle d'un Hippotrague. Chevilles osseuses insérées au-dessus des orbites. Bases des chevilles au contact l'une de l'autre dans le plan sagittal. Les chevilles,

faiblement courbées, se dirigent dès leur base vers l'avant, l'extérieur (divergence) et le haut. Cette orientation distingue *Kabulicornis* de tous les autres Bovidés actuellement connus. Cheville à section elliptique. Pas de carènes. Torsion absente ou très faible. Crâne cérébral allongé, bas et large. Angle cranio-nuchal de l'ordre de 160°. Face occipitale en forme de dièdre. Basioccipital en V, plus large au niveau des tubérosités postérieures que des antérieures, muni d'une gouttière sagittale.

Prémolaires supérieures massives. Molaires supérieures massives munies d'un îlot central d'émail, dépourvues de colonnette interlobaire. Série P_2-P_4 relativement longue. Prémolaires inférieures massives. P_3 presque aussi longue que P_4. P_4 à différents stades de molarisation. Molaires inférieures à indice d'hypsodontie peu élevé (75, 6 pour la M_3). Colonnettes interlobaires présentes mais peu développées en moyenne et décroissantes de la M_1 vers la M_3. Pli antéro-stylide (= pli caprin) peu ou pas apparent. Contour labial des lobes des molaires supérieures en ogive. Émail finement ridulé.

Squelette postcrânien très mal connu.

Description

Chevilles osseuses

Elles sont insérées au-dessus de l'orbite. Le bord postérieur de la base de la cheville se situe un peu en arrière du bord orbitaire postérieur. La partie superficielle de l'os étant mal conservée, la limite entre cheville proprement dite et pédicule n'apparaît pas clairement sur tout le pourtour de la cheville ; on l'observe cependant sur la face antéro-interne et postéro-externe, ce qui permet d'affirmer que le pédicule est court. Les chevilles, très massives à leur base, se trouvent au contact l'une de l'autre dans le plan sagittal ; ce rapprochement des chevilles a pu être accentué en partie par la compression latérale du crâne. Le caractère le plus frappant concerne l'orientation des chevilles. En vue latérale, elles s'orientent, dès la base, vers le haut et vers l'avant ; une telle orientation est quasi unique chez les Bovidés. En vue frontale, les chevilles divergent assez fortement dès leur base ; la divergence par rapport au plan sagittal est de l'ordre de 30° dans le tiers inférieur, elle augmente progressivement vers l'apex car la cheville n'est pas rectiligne mais légèrement courbée. Du fait de cette courbure, la cheville est faiblement convexe le long de sa surface postéro-interne (face dorsale) et faiblement concave le long de sa surface antéro-externe (face ventrale). Sur la cheville droite de l'holotype, on n'observe aucune torsion. En revanche, le fragment de cheville AFG 196 fournit l'indication d'une très faible torsion. Ce spécimen, conservé sur 170 mm de long, n'est pas assez complet pour être orienté ; mis à part sa faible torsion et ses diamètres moindres, il coïncide bien avec la cheville de l'holotype.

La cheville droite de l'holotype n'est conservée que sur 160 mm, elle est incomplète dans sa région apicale. Sa section est elliptique de la base au sommet. Le grand axe (= DAP) de l'ellipse, d'orientation antéro-interne — postéro-externe, recoupe le plan sagittal du crâne dans la région frontale sous un angle d'environ 25°. Le DAP et le DT de la cheville diminuent assez rapidement de la base vers l'apex en même temps que la compression de sens postéro-interne — antéro-externe s'accroît, ce qui se traduit par une diminution de l'indice de compression (voir tableau). Malgré le mauvais état de conservation, on observe que la surface de la cheville n'est pas lisse mais, au contraire, parcourue sur toute sa longueur par des cannelures bien marquées.

Crâne

Le crâne cérébral est allongé, large et bas. Il ne présente pas de rétrécissement en arrière des orbites, ni dans la région occipitale. Les lignes temporales sont à peine visibles. La distance entre la protubérance occipitale et le point le plus élevé des frontaux entre les deux chevilles est d'environ 130 mm. La largeur bipariétale (90 mm) représente donc à peu près 70 % de la longueur du crâne cérébral. L'angle cranio-nuchal est de l'ordre de 160°. La face occipitale est peu élevée. La crête sagittale de la face occipitale, assez développée, constitue l'arête d'un dièdre. Une petite portion frontale, conservée en avant des chevilles, suggère que l'angle cranio-facial était de l'ordre de 140°. L'état de conservation du spécimen rend impossible toute observation relative aux sutures, à la position des trous sus-orbitaires, à la présence ou l'absence de fossettes postcornuales.

Les condyles occipitaux sont peu développés comparativement aux dimensions du crâne cérébral. Ils sont peu étirés transversalement : en revanche, leur épaisseur antéro-postérieure est relativement forte.

Le basioccipital est long de 50 mm. Ses tubérosités postérieures sont fortement développées en largeur (environ 55 mm) sans être très proéminentes ventralement. Les tubérosités antérieures sont beaucoup moins développées que les postérieures ; à leur niveau la largeur du basioccipital n'atteint que 33 mm. Deux bourrelets longitudinaux, moins proéminents que les tubérosités, relient tubérosités antérieures et postérieures et délimitent une profonde gouttière sagittale. Un basioccipital isolé (AFG 207) présente les mêmes caractères que ceux qui viennent d'être décrits.

Une légère flexure semble exister à la limite basioccipital-basisphénoïde. La fosse condylienne semble très développée. La bulle tympanique gauche, bien que très endommagée, est proéminente sur le basioccipital. D'autres observations pourraient être faites sur la base du crâne mais le mauvais état de conservation du spécimen laisse toujours planer un doute quant au bien fondé des observations.

Tableau 1. — Dimensions du crâne (holotype) de *Kabulicornis ahmadi*. Le mauvais état de conservation du spécimen ne permet pas d'effectuer des mesures précises. Les mesures en mm données ci-dessous sont approximatives.

Largeur du foramen magnum	19-20
Largeur bi-condylienne	88
Hauteur de la face occipitale (opisthion-lambda)	57
Longueur du basioccipital	50
Largeur du basioccipital au niveau des tubérosités antérieures	33
Largeur du basioccipital au niveau des tubérosités postérieures	55
Angle cranio-facial de l'ordre de	140°
Angle cranio-nuchal	160°
Longueur de la cheville droite (incomplète)	160
DAP à la base	76
DT à la base	62
DAP à 7 cm	57
DT à 7 cm	42
Indice de compression $\frac{\text{DT base} \times 100}{\text{DAP base}}$	81,6

Indice de compression $\frac{\text{DT à 7 cm} \times 100}{\text{DAP à 7 cm}}$	73,7
Divergence des chevilles (tiers inférieur)	60°
Angle formé par l'axe de la cheville et le toit crânien	130°
Angle formé par le plan sagittal et le grand axe de la section de la base de la cheville	25°
Largeur maximale au niveau des orbites	144

Denture

L'holotype ne comporte aucun reste dentaire. On peut seulement signaler qu'un palais très déformé (AFG 140), portant des dents mal conservées, a été trouvé à proximité du crâne. L'attribution de dents à *K. ahmadi* repose donc avant tout sur le critère de taille : les dents attribuées nous paraissent proportionnées à la taille de l'arrière-crâne. On peut ajouter aussi que la morphologie de ces dents n'est pas incompatible avec celle du crâne. Enfin, si on estimait cette attribution non fondée, il faudrait rapporter les dents attribuées à *K. ahmadi* à une quatrième espèce de Bovidé, ce qui nous paraît peu vraisemblable d'après le matériel actuellement disponible.

Denture supérieure

Seules quelques rares dents ou fragments de dents permettent de réunir quelques observations.

Une P^2 gauche incomplète (AFG 157) montre un parastyle faible, nettement en retrait par rapport au paracône qui est épais et proéminent sur la muraille externe.

La P^3 droite du palais (AFG 140) présente un contour lingual arrondi, non bilobé. Sur la muraille labiale, le parastyle, épais de 4 mm, est plus proéminent que le paracône (5 mm d'épaisseur). La P^3, presque aussi large (18,5 mm) que longue (19,5 mm), a un aspect massif. Une autre P^3 droite, longue de 20,5 mm, (AFG 156) présente les mêmes caractères morphologiques.

La P^4 droite du palais AFG 140 est trop détériorée pour se prêter à des observations.

Les deux M^1 gauche et droite du palais AFG 140 sont incomplètement conservées et très usées : la hauteur du métacône n'est plus que de 10 mm. Ces deux M^1 présentent un îlot central, mais pas de colonnette interlobaire sur la face linguale. La scissure interlobaire (prolongée par l'îlot d'émail central) est profonde car elle se poursuit jusqu'au niveau des fossettes centrales. Le contour du protocône est en quelque sorte caréné, celui de l'hypocône arrondi. La M^1 gauche mesure environ 22 mm de long contre 22 mm de large tant au niveau du 1er que du 2e lobe ; c'est une dent d'aspect massif et de forme presque carrée.

La M^2 gauche du palais AFG 140 est mal conservée et assez usée ; la hauteur du métacône n'est que de 15 mm. Sur la muraille externe, longue de 28,5 mm, le parastyle est épais (4 mm) et plus proéminent que le pilier du paracône. Le mésostyle, épais de 3 mm, est proéminent ; en revanche, le pilier du métacône et le métastyle sont faiblement développés.

La M^3 gauche (AFG 160) possède une muraille externe très semblable à celle de la M^2, hormis le métastyle qui est beaucoup mieux développé, comme c'est le cas habituel pour les M^3. Un îlot central d'émail est présent. Les dimensions sont : L = 33 mm ; l^1 = 27 mm ; l^2 = 22 mm.

Les autres fragments de molaires supérieures énumérées dans la liste du matériel présentent une morphologie conforme à celle décrite plus haut, sauf en ce qui concerne la dent jugale AFG 156 (pl. II, 3). Sans présenter de différences vraiment importantes (absence d'îlot central), sa morphologie, surtout celle de sa muraille externe, coïncide moins bien avec celle des molaires décrites précédemment. Ses dimensions (L = 24,0 mm ; l^1 = 20,5 mm ; l^2 = 21,5 mm ; hauteur restante = 16 mm) sont compatibles avec celles de la M^1. Deux interprétations sont possibles : ou bien cette dent représente une quatrième espèce de Bovidé dans la faune de Pul-e Charkhi, ou bien cette dent correspond à une D^4 de *K. ahmadi*. En l'absence de tout argument probant en faveur de l'une ou l'autre hypothèse, nous préférons laisser le problème en suspens.

Denture inférieure

Une mandibule droite, mal conservée mais munie de P_2-M_3 moyennement usées, constitue le meilleur document (AFG 141, pl. II, 1). La longueur de la rangée prémolaire est relativement importante car elle représente 65 % de la longueur molaire, pourcentage qui, sans être exceptionnel, est assez élevé pour un Bovidé. *K. ahmadi* n'est donc pas évolué en ce qui concerne la réduction des prémolaires inférieures.

La denture antérieure n'est connue que par une seule incisive, assez massive, large de 11,5 mm et épaisse de 9 mm à la base (AFG 142).

La P_2 de la mandibule possède un parastylide fortement recourbé ; la face labiale présente une très faible indication de dépression dans son tiers postérieur. Deux autres P_2, AFG 164 et 167, possèdent la même morphologie.

Sur la P_3 de la mandibule, parastylide et paraconide sont individualisés ; le premier est moins épais que le second mais plus proéminent. Métaconide, entoconide et entostylide sont orientés en direction postéro-interne. La face labiale présente une très faible dépression dans son tiers postérieur. La dent a un aspect général assez massif. Une deuxième P_3 incomplète (AFG 164) ne diffère pas sensiblement de la précédente.

Sur la P_4 de la mandibule, parastylide et paraconide sont soudés en un bloc, ce qui entraîne la fermeture de la vallée 1. La limite entre parastylide et paraconide reste visible sur la face interne. La vallée 2 reste largement ouverte sauf sur les 6 mm inférieurs de la couronne. Le métaconide est volumineux : une amorce de développement en direction du paraconide (molarisation) est clairement perceptible. La vallée 3 est ouverte mais étroite ; elle se ferme à 6-7 mm de la base de la couronne. Du fait de l'usure, entoconide et entostylide sont soudés en un bloc, ce qui entraîne la disparition de la vallée 4. Une dépression large et peu profonde occupe la moitié postérieure de la face labiale.

Il existe dans le matériel trois autres P_4 qui diffèrent de la précédente par leur plus fort degré de molarisation. La plus complète et aussi la moins usée (AFG 163, voir pl. II, 7) possède une muraille interne, interrompue seulement dans la moitié supérieure de la couronne par une fissure correspondant au débouché de la vallée 3. Le métaconide est soudé au paraconide (quasi virtuel) et au parastylide, ce qui entraîne la fermeture complète des vallées 1 et 2. Sur la face occlusale, la vallée 1 apparaît sous forme d'un îlot circulaire, la vallée 2 a plus ou moins la forme d'un croissant. La soudure de l'entoconide avec l'entostylide sur la face interne transforme la vallée 4 en une fosse étroite, oblique par rapport à l'axe de la dent. Sur la face labiale existe au tiers postérieur un sillon vertical et profond.

Les P_4 AFG 155 et 164 (pl. II, 6) sont identiques à la précédente en ce qui concerne

la molarisation. En revanche, leur vallée 3 reste ouverte plus bas sur la couronne et leur face labiale ne présente pas de sillon mais une large dépression comme sur la P_4 de la mandibule AFG 141. Ces deux P_4 représentent des intermédiaires entre AFG 141 et 163 dans le processus de molarisation. Ces variations de la P_4 de *K. ahmadi* coïncident avec le schéma classique du processus de molarisation des P_4 chez les Ruminants (voir Heintz, 1970, pl. XXVII, p. 42 et fig. 21). Il serait erroné de leur accorder une valeur taxonomique, d'autant plus que ces quatre P_4 possèdent sensiblement les mêmes dimensions.

La M_1 de la mandibule est assez usée, sa hauteur au niveau de l'entoconide n'atteint plus que 10 mm. Les conides externes ont un contour en ogive. La colonnette interlobaire est bien développée. Une autre M_1 ou M_2 gauche (AFG 168), moins usée (hauteur de l'entoconide = 22 mm), présente un pli antérieur peu développé mais ne possède pas de colonnette interlobaire.

Tableau 2. — Dimensions (en mm) des dents supérieures et inférieures de *Kabulicornis ahmadi*.

	Longueur	l_1 (largeur 1er lobe)	l_2 (largeur 2e lobe)
P^3 — AFG 140	19,5	18,5	
P^3 — AFG 156	20,5	—	
M^1 — AFG 140	(22)	22	22
M^2 — AFG 140	28,5	—	—
M^3 — AFG 160	33	27	22
P_2-M_3 — AFG 141	138		
P_2-P_4 — AFG 141	54		
M_1-M_3 — AFG 141	83		
P_2 — AFG 141	15,7	9,4	
P_2 — AFG 164	16,2	9,7	
P_2 — AFG 167	16,5	9,4	
P_3 — AFG 141	19,2	11,1	
P_3 — AFG 164	—	11,6	
P_4 — AFG 141	20,3	13,4	
P_4 — AFG 163	21,4	13,5	
P_4 — AFG 155	20,8	13,1	
M_1 — AFG 141	21,5	14,0	15,0
M_1 ou M_2 — AFG 168	26,2	15,2	16,6
M_2 — AFG 141	27,0	17,4	17,0
M_2 — AFG 152	26,2	18,5	19,2
M_3 — AFG 141	38,0	16,5	16,0
M_3 — AFG 152	—	19,0	18,4
M_3 — AFG 161	—	18,4	18,2

La M_2 de la mandibule (hauteur de l'entoconide = 15 mm) présente un rudiment de pli antérieur et une colonnette interlobaire peu élevée (9 mm) et non entamée par l'usure dentaire.

La M_3 de la mandibule présente un rudiment de pli antérieur et une colonnette interlobaire très réduite entre 1er et 2e lobe. Il n'y a pas de colonnette entre 2e et 3e lobe. L'usure

de cette M_3 est anormale : le premier lobe est bien usé, le 2e et le 3e pas du tout. La hauteur de l'entoconide, non usé, atteint 28 mm, ce qui confère à cette M_3 un indice d'hypsodontie de 75,6, valeur peu élevée pour un Bovidé. Deux autres M_3 (AFG 152 et 161) possèdent, comme la précédente, un pli antérieur net mais peu développé et une petite colonnette interlobaire. La M_3 AFG 161, peu usée, a une hauteur de 29 mm au niveau de l'entoconide. La muraille interne des M_3 est faiblement ondulée, les piliers des conides sont visibles (pl. II, 5).

Squelette postcrânien

Les restes postcrâniens livrés par le gisement de Pul-e Charkhi sont peu nombreux et toujours très fragmentaires, aussi l'attribution de certains d'entre eux à *K. ahmadi* est-elle conjecturale. Seuls les caractères diagnostiques de la famille des Bovidés (Heintz, 1970) et surtout le critère de taille ont conduit à attribuer à *K. ahmadi* les ossements énumérés dans la liste du matériel.

L'extrémité distale de l'humérus gauche (AFG 195) présente une lèvre externe peu saillante et arrondie ; sa gorge médiane est plus profonde que le condyle externe. Le DT de l'articulation atteint 59 mm, le DAP au niveau de la gorge médiane, 29 mm.

Grand os (AFG 201). Sa facette articulaire proximale est de type Bovidé. DAP = 32,0 mm ; DT = 34,0 mm.

Os crochu (AFG 184). Ses faces articulaires proximale et distale sont de type Bovidé. DAP = 28,0 mm ; DT = 22,0 mm.

Astragale (pl. II, 8)

AFG 179 : Longueur face interne = 52 mm ; DT dist. = 33,5 mm.
AFG 190 : Longueur face interne = 53 mm ; DT dist. = 38,5 mm.

Ces deux astragales, semblables par la morphologie de leurs trochlées, diffèrent seulement par le DT de la trochlée distale. Cette différence de proportions pourrait être liée au dimorphisme sexuel.

L'astragale AFG 179 est peut-être associé à un fragment de calcanéum (AFG 200), à un cubo-naviculaire (AFG 204) et à un grand cunéiforme (AFG 202).

Le cubo-naviculaire présente deux facettes articulaires astragaliennes concaves de même diamètre. Sur son bord postérieur, le tenon médian est peu développé (caractère de Bovidé). La facette métatarsienne du grand cunéiforme est plus étendue que la facette métatarsienne antéro-externe du cubo-naviculaire. La facette métatarsienne postérieure du cubo-naviculaire est petite et de caractère Bovidé.

Cubo-naviculaire (AFG 204) : DAP = 36,0 ; DT = 43,5.
Grand cunéiforme (AFG 202) : DAP = 29,0 ; DT = 19,5.

Trois poulies distales de métapode présentent une quille-guide aiguë tant sur la face antérieure que postérieure.

AFG 192 : DT = 21,5 ; DAP = 28,5.
AFG 199 : DT = 22,5 ; DAP = 28,5.
AFG 203 : DT = 21,5.

Phalange I, AFG 193 : L = 67,5 ; DAP prox. = 28,5 ; DT prox. = 23,5 ; DAP dist. = 19,5 ; DT dist. = 21,0.

Comparaisons

Le caractère le plus remarquable du Bovidé de Pul-e Charkhi réside dans les chevilles osseuses, orientées, dès la base, vers l'avant, l'extérieur et le haut. Cette disposition très particulière justifie à elle seule la création du nouveau taxon *Kabulicornis* n. g. *ahmadi* n. sp.

En effet, aucun Bovidé actuel ne présente ce type de chevilles. Parmi les Bovidés fossiles on peut évoquer des formes comme *Hesperoceras* du Pliocène de Villaroya, Espagne, *Pliotragus* (= *Deperetia*) du Pliocène des Étouaires, France, *Procamptoceras* de la faune villafranchienne de Senèze, France, *Rabaticeras* des grès de Rabat, Maroc, *Numidocapra* de la faune villafranchienne de l'Aïn Hanech, Algérie. Cependant, chez aucun de ces genres la disposition et la forme des chevilles ne se rapprochent de ce que l'on observe sur *Kabulicornis*.

Signalons encore *Megalovis* de la faune villafranchienne de Senèze ; ses chevilles (section, courbure, taille) ressemblent à celles de *Kabulicornis*, mais leur orientation est très différente.

Le Bovidé fossile qui ressemble le plus à *Kabulicornis* est un Alcelaphini représenté par un arrière-crâne muni de chevilles incomplètes (L. 2680) provenant du gisement pliocène (?) de Langebaanweg en Afrique du Sud. Ce spécimen a été signalé tout d'abord dans une note préliminaire par Gentry (1970 : 115) qui le rapportait alors à un Alcelaphini de la même espèce que le crâne complet qu'il figurait en pl. 4, fig. A (L. 7257). Récemment, Gentry (1980) a attribué le crâne L. 2680 à une espèce et à un genre nouveaux, *Damalacra neanica*, dont le crâne L. 7257 constitue l'holotype. Leur comparaison faite à partir de documents photographiques nous conduit à émettre l'hypothèse que les crânes L. 7257 et L. 2680 pourraient représenter deux espèces distinctes. Quoi qu'il en soit, *Kabulicornis* diffère clairement du crâne holotype de *D. neanica* (L. 7257) et diffère un peu moins de l'arrière-crâne L. 2680.

Les principales différences observées entre *Kabulicornis* et L. 2680 sont :

— taille d'un tiers plus grande chez *Kabulicornis* ;

— chevilles plus fortement inclinées vers l'avant chez *Kabulicornis* ;

— bases des chevilles au contact l'une de l'autre dans le plan sagittal chez *Kabulicornis*, écartées l'une de l'autre chez L. 2680 ; cette différence est peut-être liée à l'âge individuel ;

— importants sinus à la base de la cheville de L. 2680, pas de sinus visible chez *Kabulicornis* ;

— les angles cranio-nuchal et cranio-facial semblent plus ouverts chez *Kabulicornis*.

Kabulicornis et l'arrière-crâne L. 2680 de Langebaanweg représentent des taxons distincts.

Discussion sur les affinités

La mise en évidence de relations phylétiques dans la famille des Bovidés reste particulièrement difficile malgré les progrès accomplis ces quinze dernières années : la recherche dans ce domaine en est encore au stade des balbutiements. En effet, la classification des Bovidés repose toujours pour une part importante — trop importante — sur l'ancienne classification horizontale établie par les zoologistes et dans laquelle certaines sous-familles paraissent homogènes (ex. Cephalophinae) alors que d'autres sont manifestement hétérogènes (ex. Rupicaprinae). Ensuite, il faut souligner que les liens qui relient les nombreux Bovidés miocènes — surtout ceux du Miocène supérieur — aux Bovidés pléistocènes et actuels demeurent à peu près inconnus. Cet état de choses provient, en partie au moins, de la rareté des Bovidés du Pliocène inférieur : peu de gisements sont connus et exploités. *Kabulicornis* du Pliocène inférieur se situe donc dans un créneau temporel intéressant, mais cela ne résout pas pour autant les difficultés. En effet, le mauvais état de conservation des fossiles restreint à la fois le nombre et la précision des observations ; de plus, l'information relative au squelette posterâuien est quasi nulle.

Essayons à présent d'évaluer la signification des principaux caractères observés.

L'orientation très particulière des chevilles singularise *Kabulicornis* et, de ce fait, ne peut guère révéler les liens phylétiques. On pourrait être tenté d'y voir des affinités avec les Aleelaphini, point sur lequel on reviendra plus loin à propos de la denture.

L'implantation de la cheville au-dessus de l'orbite correspond à une disposition primitive. Les caractères de la cheville osseuse sont eux aussi primitifs : la courbure n'est que très faible ; la torsion est quasi nulle ; la spiralisation est absente ; la section est elliptique, donc peu différenciée ; les carènes sont absentes, fait qui va à l'encontre d'un rapprochement avec les Boselaphini.

Le fait que les bases des chevilles se trouvent au contact l'une de l'autre peut être considéré comme un caractère spécialisé et pourrait inciter à rapprocher *Kabulicornis* des Ovibovini. Il reste cependant que le mauvais état de conservation du crâne ne permet pas une observation rigoureuse et que, par ailleurs, le crâne ne présente pas les synapomorphies des Ovibovini (Thomas *et al.*, 1980).

L'absence de sinus à la base des chevilles correspond elle aussi à une disposition primitive. Le crâne cérébral large et bas peut être interprété dans le même sens.

L'angle cranio-nuchal assez ouvert, de même que l'angle cranio-facial (dans la mesure où on peut l'observer) correspondent à des dispositions plus spécialisées.

Le basioccipital en V correspond à une disposition primitive qui n'évoque en rien le basioccipital de contour carré ou trapézoïdal de certains Ovini, Caprini et Rupicaprini.

L'importante longueur relative de P_2-P_4 (65 % de la longueur M_1-M_3), l'aspect massif des prémolaires et des molaires supérieures et, dans une moindre mesure, celui des prémolaires inférieures, le faible degré d'hypsodontie doivent être considérés comme des caractères primitifs. A l'inverse, la tendance à la molarisation de la P_4 constitue un caractère progressif. Les autres caractères dentaires, modelé de la muraille externe et forme des fosses des molaires supérieures, tubercule interlobaire et pli antérieur des molaires inférieures, etc., sont relativement indifférenciés. Enfin, les caractères de la denture n'ont rien de

commun ni avec ceux des Alcelaphinae actuels ni avec ceux des Alcelaphinae pliocènes de Langebaanweg.

Au total, *Kabulicornis ahmadi* offre, d'une part, un ensemble important de caractères qui, au sein de la famille des Bovidés, s'avèrent assez primitifs et, d'autre part, un caractère très spécial (autapomorphie) par l'orientation de ses chevilles. La tentative de classer ce nouveau taxon n'aboutit pas à une solution satisfaisante car toutes les tribus et sous-familles déjà reconnues s'avèrent inadéquates. On serait tenté de classer *K. ahmadi* dans les Rupicaprinae, mais cela n'a guère de sens puisque cette sous-famille est manifestement polyphylétique. Peut-être conviendrait-il de créer une nouvelle tribu ou sous-famille.

Remerciements

Nous remercions le Ministère des Mines et de l'Industrie d'Afghanistan en la personne de Ali Ahmad Durzad qui, grâce à son dévouement, a rendu possible le travail de terrain à Pul-e Charkhi. Nous remercions les techniciens du LA 12 qui ont contribué à la réalisation de ce travail : Ph. Richir pour la préparation des fossiles, D. Serrette pour les photos, J. Seurin pour la dactylographie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Brunet, M., J.-P. Carbonnel, É. Heintz, S. Sen, 1980. — Première découverte de Vertébrés dans les formations continentales de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. Implications stratigraphiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. C, **2** (3) : 277-285, 1 fig.

Furon, R., 1925. — Observations géologiques sur la vallée de Kaboul (Afghanistan). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **181** (25) : 1075-1076.

— 1927. — L'Hindou-Kouch et le Kaboulistan. Contribution à l'étude géologique et géomorphogénique de l'Afghanistan. Paris, 170 p., 23 fig., 10 pl., 1 carte.

Gentry, A. W., 1970. — The Langebaanweg Bovidae. Appendix. *In* : Hendey Q. B. A review of the geology and palaeontology of the Plio-Pleistocene deposits at Langebaanweg, Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **56** (2) : 414-417.

— 1980. — Fossil Bovidae (Mammalia) from Langebaanweg, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **79** (8) : 213-337, 63 fig., 6 tabl.

Grebe, W., J. Homilius, 1968. — Über Beckenablagerungen in den intramontanen Becken von Kaboul, Afghanistan. *Geol. Jb.*, Hannover, **85** : 669-688, 4 fig., 1 tabl., 6 pl.

Griesbach, C. L., 1886. — Field-notes from Afghanistan (nº 3) Turkistan. *Rec. geol. Surv. India*, Calcutta, **19** (4) : 235-267.

Heintz, É., 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n.s., sér. C, **22** ; 303 p., 40 pl. ; 206 p., 319 fig., 131 tabl.

Heintz, É., M. Brunet, B. Battail, D. Brandy, Y. Jehenne, S. Sen, 1979. — Résultats biochronostratigraphiques dans le Néogène continental d'Afghanistan. 7e Réunion annuelle des Sciences de la Terre, Lyon, 23-25 avril 1979, p. 249.

Mennessier, G., 1961 *a*. — Lexique stratigraphique international. III. Asie, fasc. 9a, Afghanistan, 171 p., 2 fig.

— 1961 *b*. — Sur la géologie de la région de Kaboul et ses rapports avec les zones limitrophes. *Revue Géogr. phys. Géol. dyn.*, Paris, (2), **4** : 149-161, 6 fig.

— 1968. — Étude tectonique des montagnes de la région de Kaboul. *Notes Mém. Moyen Orient*, Paris, **9**, 185 p., 82 fig.

Thomas, H., S. Sen, G. Ligabue. 1980. — La faune Miocène de la formation Agha Jari du Jebel Hamrin (Irak). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, sér. B, **83** (3) : 269-287, 8 fig.

PLANCHE I

Kabulicornis ahmadi gen. nov., sp. nov., crâne, holotype, AFG 139 ; × 1/2 : 1a, vue supérieure ; 1b, vue latérale droite.

PLANCHE I

PLANCHE II

Kabulicornis ahmadi gen. nov., sp. nov.

1. — Vue occlusale d'une mandibule droite, AFG 141 ; × 1.
2. — Vue occlusale d'une M^3 gauche, AFG 160 ; × 1.
3. — Vue occlusale d'une D^4 gauche, AFG 166 ; × 1. (Voir remarques dans le texte.)
4. — Vue occlusale d'une P^3 droite, AFG 156 ; × 1.
5. — Vue occlusale d'une M_3 droite incomplète, AFG 161 ; × 1.
6. — Vue occlusale d'une P_4 droite, AFG 155 ; × 1.
7. — Vue occlusale d'une P_4 gauche, AFG 163 ; × 1.
8. — Astragale gauche, AFG 190 ; × 1.
9. — Face inférieure du crâne holotype, AFG 139 ; × 1/2.

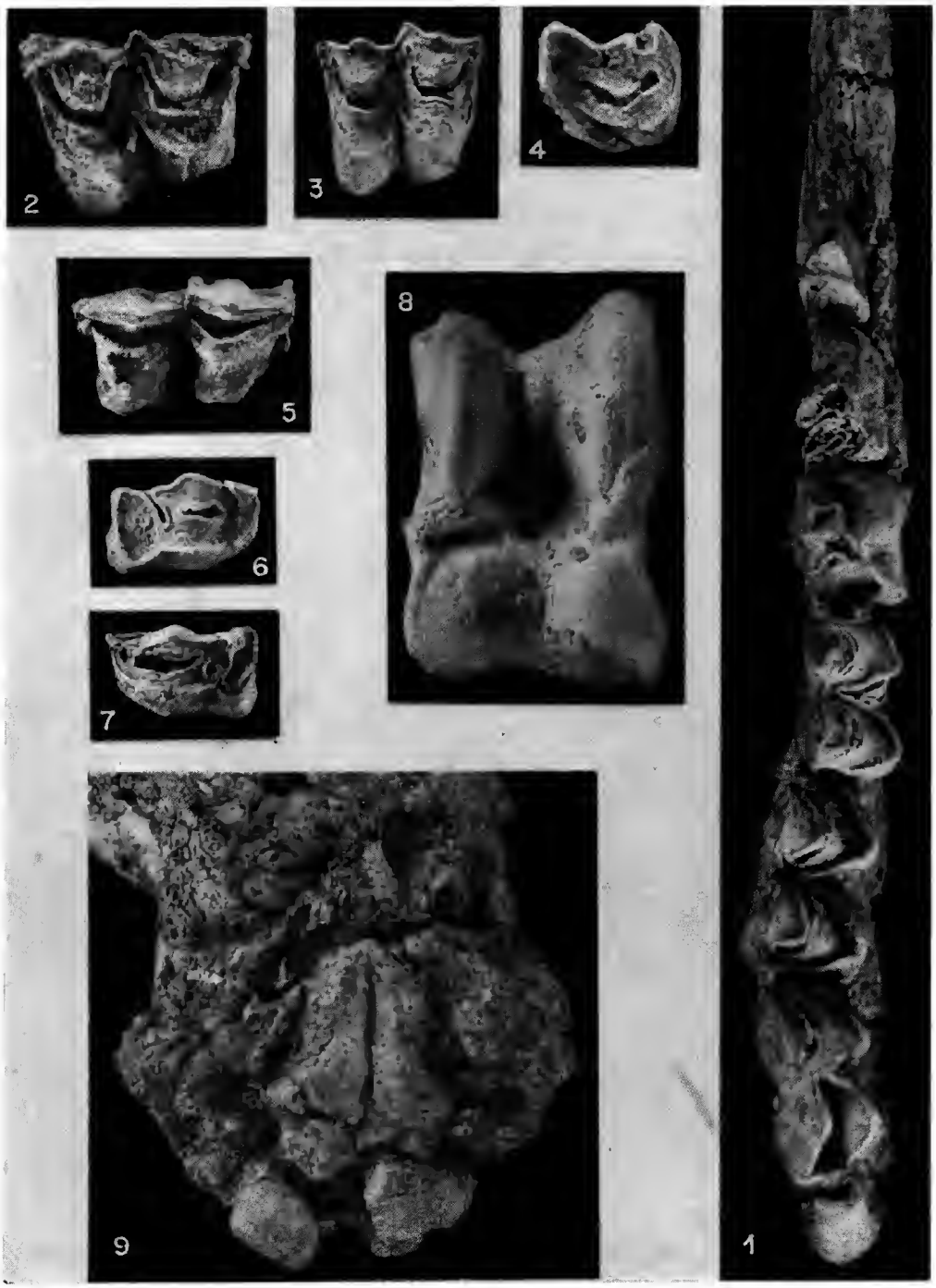


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 1 : 47-86.

Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie)

par Denis Geraads *

Résumé. — Le site de Ternifine, qui date probablement du début du Pléistocène moyen et a livré les plus anciens Hominidés connus en Afrique du Nord, renferme 12 espèces de Pecora. Les Bovidés sont pour la plupart rares : grand Tragelaphini (nouvelle espèce), Bovini, oryx et hippotrague, cobe, Caprini, mais les gazelles (spécialement une espèce nouvelle) et les Alcelaphini sont très abondants. Cette association faunique indique un milieu ouvert et assez sec.

Abstract. — The site of Ternifine, which is probably of lower middle Pleistocene age, and has yielded the oldest Hominids so far known in North Africa, includes 12 species of Pecora. Most of the bovids are rare : large Tragelaphine (new species), Bovine, oryx and *Hippotragus*, waterbuck, Caprine, but the gazelles (especially a new species) and the Alcelaphines are quite numerous. This faunal assemblage indicates an open and rather dry environment.

Mots-clés. — Ruminantia, Artiodactyla, Mammalia, Algérie, Pléistocène.

Introduction

Découvert il y a plus d'un siècle, le gisement de Ternifine est situé à 20 km à l'est de Mascara (département de Mostaganem, Algérie), à côté du village de Palikao (aujourd'hui Tighennif selon Jaeger, 1975). Il a livré en 1954-56 à C. Arambourg et R. Hoffstetter les Hominidés connus sous le nom d'Atlanthropes, qui sont toujours les plus anciens fossiles humains d'Afrique du Nord. L'historique et le mode de formation du gisement ont été longuement exposés par ces auteurs (1963). Plusieurs paléontologistes y avaient auparavant effectué des fouilles limitées : Pomel en 1882, Pallary en 1887 et 1925, Arambourg en 1931. Selon Arambourg (1979), Pallary aurait également recueilli en 1900 un métatarse de Girallidé (v. p. 49).

Si la première mention dans la littérature du gisement de Ternifine date de 1878 (Pomel), les premières descriptions détaillées de fossiles n'apparaissent que dans ses monographies publiées en 1893 à 1897 où l'auteur crée de nombreuses espèces nouvelles. Depuis, à l'exception des Proboscidiens (Maglio, 1973), d'une partie des Rongeurs (Jaeger, 1975) et des Équidés (Eisenmann, 1979), la faune n'a fait l'objet que de brèves mentions ou comparaisons, mais d'aucune description systématique. La plus récente liste faunique est due à Arambourg (1979) qui, dans son ouvrage posthume, indique les espèces suivantes

* *Laboratoire d'Anthropologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 Paris.*

parmi les Pecora : *Giraffa* sp., *Gazella rufina*, *Gazella*, *Oryx* cf. *algazel*, *Taurotragus* cf. *derbyanus*, *Connochaetes prognu*, *Bos primigenius*, *Alcelaphus* sp.

La plupart des auteurs récents s'accordent à placer Ternifine à la base du Pléistocène moyen. Il est difficile de préciser ou de rejeter cette affirmation en raison de l'absence de points de comparaison en Afrique du Nord, et de datations radiométriques ou paléomagnétiques. Selon Jaeger (1975 *a*), Ternifine est plus récent que le site d'Ubeidiya en Israël, daté de 650000 ans environ (Horowitz, Siedner et Bar-Yosef, 1973), mais l'argument avancé par Jaeger (l'absence de l'Arvicolidé *Ellobius* à Ubeidiya) n'est pas, à mon avis, très convaincant : cette absence pourrait bien avoir des causes écologiques plutôt que chronologiques.

Les Pecora de Ternifine peuvent être comparés à ceux de plusieurs autres gisements pliocènes et pléistocènes d'Afrique du Nord, dont les principaux sont :

— le lac Ichkeul et l'Aïn Brimba, d'âge pliocène, sans *Equus* (Arambourg, 1970, 1979) ;

— l'Aïn Boucherit et l'Aïn Jourdel, d'âge plio-pléistocène (Arambourg, 1970, 1979) ;

— l'Aïn Hanech, clairement distinct des précédents, et datant peut-être de la fin du Pléistocène inférieur (Arambourg, 1970, 1979) ;

— au Pléistocène moyen, mais tous nettement plus récents que Ternifine : Tihodaïne (H. Thomas, 1977), les carrières Thomas (Geraads, Beriro et Roche, 1980 : Geraads, *sous presse*), Sidi Abderrahman (Biberson, 1961), peut-être le lac Karar (Boule, 1900) et Sidi Zin (Vaufrey, 1950).

A l'exception des deux premiers, ces gisements n'ont été que très incomplètement étudiés.

Divers fossiles du Pléistocène supérieur ont été décrits par Arambourg (1932, 1935, 1938, 1957).

En dehors du Maghreb, le site le plus intéressant par comparaison avec Ternifine est celui d'Olduvai en Tanzanie, dont les niveaux supérieurs (beds III-IV) sont probablement contemporains du site algérien. Les Bovidés d'Olduvai ont été magistralement étudiés par Gentry et Gentry (1978), dont la classification sera suivie ici.

La totalité des fossiles décrits ci-dessous fait partie des collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. La numérotation des pièces correspond à l'année de découverte (1931-8, 1954-7, 1955-13 et 1956-12) ; une partie des pièces, marquée 1925-2, a été recueillie par Pallary en 1925 (d'après le catalogue de l'Institut de Paléontologie du Muséum) et c'est sans doute par erreur qu'Arambourg et Hoffstetter (1963) indiquent que cet auteur a fouillé à Ternifine en 1928.

Abréviations : DT = dimension transversale ; DAP = dimension antéro-postérieure ; DDV = dimension dorso-ventrale ; L = longueur ; larg. = largeur ; H = hauteur (la hauteur est indiquée en caractères italiques si la dent est fraîche, et accompagnée du signe + si elle est peu usée) ; dist. = distal ; prox. = proximal ; mil. = milieu ; MNHNP = Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ; BM(NH) = British Museum (Natural History), Londres.

Les longueurs des séries dentaires sont mesurées au niveau occlusal. Celles des dents sont maximales, à l'exception de celles des M_3, prises à mi-hauteur (cette mesure est la plus facile à prendre, et donc la plus précise, pour cette dent). Toutes les dimensions sont en millimètres.

J'appelle pédicule la partie basale de la cheville osseuse, non recouverte par l'étui corné ;

pédoncule le support formé par la fusion, au moins partielle, des pédicules droit et gauche ; fossette post-cornuale une dépression allongée située sur le bord postéro-externe de l'apophyse postorbitaire du frontal, qui donne insertion, selon Vrba (1971), au muscle fronto-scutularis. Dans les descriptions, les rangées dentaires sont supposées horizontales (cela dans un souci d'homogénéité, mais le port de tête est très variable suivant les groupes).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille des Giraffidae

Sous-famille des Giraffinae

Giraffa ? cf. **pomeli** Arambourg, 1979

Cette intéressante espèce, malheureusement rare, n'est représentée que par six dents isolées, deux phalanges, deux fragments de métapodes, et un métatarse entier (recueilli, selon Arambourg, par Pallary en 1900).

Les pièces les plus caractéristiques sont deux DP_3 et le métatarse.

Description

La DP_3 est aussi large, mais un peu plus longue, que celle de *Giraffa camelopardalis*, la girafe actuelle (L × larg. = 23 × 13,8 au lieu de 20,6 × 13,7 en moyenne chez cette dernière selon Singer et Boné, 1960). Le lobe antérieur, grand, est formé d'un parastylide et d'un paraconide unis en V à l'extrémité antérieure du protoconide, et bien séparés lingualement. Le paraconide fusionne, au moins partiellement, avec le métaconide pour former une muraille interne continue, extraordinairement longue (particulièrement sur l'un des deux spécimens, malheureusement incomplet) qui s'étend jusqu'à l'arrière de la dent (entoconide) et reste complètement isolée du protoconide, dont la branche postérieure bifurquée vient s'intercaler entre cette muraille interne et l'hypoconide. Ce dernier, mal séparé du protoconide, porte un petit crochet postéro-externe.

Vu la variabilité de ces dents chez les Ruminants, et spécialement chez les Giraffidés, ces deux DP_3 droites sont remarquablement semblables, malgré quelques différences de détail.

La face plantaire du métatarse est peu creusée. Il n'est pas sûr qu'il ait existé, comme chez *G. camelopardalis*, une deuxième surface (postérieure) pour le cubo-naviculaire. Comme l'a déjà noté Arambourg (1979), cet os, tout en étant aussi massif que celui d'un mâle de l'espèce actuelle, est nettement plus court, plus court même que celui de *G. gracilis* de l'Est-Africain.

Une molaire supérieure (probablement M_1) est plus large que longue ; le pilier du métacône est faible. Une DP_2 et deux DP_4 (dont une incomplète), toutes droites, appartiennent peut-être aux mêmes individus que les DP_3.

Dimensions

Dents (L × larg.) : M^1 = 33 × 35 ; DP_2 = 16,5 × 10 ; DP_3 = 23 × 13,8 et — × 14 ; DP_4 = 38,5 × 21. DP_2-DP_4 = env. 77,5 (pl. II, 4).
Métatarse : L = 555 ; DT prox. = 76 ; DT mil. = 45 ; DT dist. = env. 87,5.
Extrémité distale de métacarpe : DT = env. 105 ; de métatarse : DT = 90.
Phalange I (nº 1954-7-145) : L = 118 ; DT prox. = 47.
Phalange II (nº 1955-13-663) : L = env. 58 ; DT prox. = 44,5.

Comparaisons

Tous les spécimens indiquent des individus de dimensions voisines, et rien ne suggère la présence de plusieurs espèces. Bien que la pauvreté du matériel ne permette pas de détermination formelle, il semble que la morphologie de DP_3 autorise le rattachement du Giraffidé de Ternifine à la sous-famille des Giraffinae.

Chez les Palaeotraginae (comprenant principalement les genres *Palaeotragus* et *Samotherium*), la DP_3 présente un aspect différent [1]. Quand le métaconide est bien développé (cas fréquent dans les formes postvallésiennes), le premier lobe est réduit, sinon presque absent, et les croissants du talonide ont une orientation plus transversale, l'entoconide rejoignant le plus souvent le protoconide (v. p. ex. Boulin, 1926, pl. II, fig. 8-9 ; pl. VII, fig. 3).

Chez les Sivatheriinae, le talonide est très grand, le métaconide peu développé (v. p. ex. Arambourg, 1979, pl. 29, fig. 1 chez *Libytherium maurusium* du Pliocène du lac Ichkeul).

On ne trouve à la fois un premier lobe et un métaconide bien développés, et un entoconide orienté presque antéro-postérieurement que chez les Giraffinae *Honanotherium* Bohlin (dont la DP_3 a été figurée par Schlosser, 1903, pl. 19, fig. 8, sous le nom de *Camelopardalis* cf. *sivalensis*) et *Giraffa*. *Honanotherium* est, cependant, surtout connu dans le Pliocène chinois et, bien qu'aucun caractère morphologique ne vienne le démontrer, il est peu vraisemblable qu'il s'agisse ici du même genre.

Malgré leur morphologie particulière, les DP_3 de Ternifine ressemblent à celles de *Giraffa*, genre dans lequel Harris (1976) reconnaît jusqu'à cinq espèces dans le Quaternaire est-africain. L'une des caractéristiques principales de *Giraffa* est cependant l'allongement considérable des extrémités, nettement plus accentué, sur tous les spécimens et dans toutes les espèces dont les membres sont connus, que dans le cas du Giraffiné de Ternifine, dont le métatarse est relativement massif. Il s'agit donc probablement ici d'un genre différent, quoique voisin, de *Giraffa*.

On ne rencontre dans le Pléistocène nord-africain que deux espèces de Giraffidae : *Libytherium maurusium* Pomel et *Giraffa* (?) *pomeli* Arambourg. *Libytherium* est un Sivatheriiné de très grande taille, à membres massifs, à dents hautes mais à prémolaires pri-

1. Hamilton a récemment (1978) tenté d'établir une phylogénie des Giraffidae par des méthodes cladistiques. Son analyse est malheureusement trop superficielle et comporte trop d'inexactitudes (portant en particulier sur l'allongement des membres, principal caractère utilisé par l'auteur pour la division en sous-familles) pour qu'on puisse la retenir, même dans ses grandes lignes. Les Palaeotraginae (au moins ceux plus récents que le Miocène moyen) semblent former un ensemble homogène, et probablement monophylétique.

mitives, qui ne peut donc être comparé au Giraffiné de Ternifine. *Giraffa* (?) *pomeli*, rattachée avec réserves à ce genre par Arambourg, a été décrite de l'Aïn Hanech à partir de matériaux très fragmentaires (quelques dents isolées), auxquels il faut ajouter un astragale, n° 1949-2-279, non mentionné par Arambourg, mais qui semble confirmer (par sa massivité et la saillie externe de la lèvre externe de la trochlée proximale) le rattachement de cette espèce à la sous-famille des Giraffinae.

Il est probable, compte tenu des âges de ces gisements, que le Giraffidé de Ternifine n'est autre que *G.* (?) *pomeli*, mais aucun élément dentaire ou squelettique ne permet de comparer directement les formes de l'Aïn Hanech et de Ternifine. Cette dernière est en tout cas différente de toutes les espèces du Pléistocène est-africain. Cet endémisme mérite d'être signalé, vu les nombreuses similitudes observées par ailleurs entre les faunes de l'est et du nord de l'Afrique à cette époque.

Famille des Bovidae

Sous-famille des Bovinae

Tribu des Tragelaphini

Genre **TRAGELAPHUS** de Blainville, 1816

Espèce-type : *Tragelaphus scriptus* (Pallas, 1766).

Diagnose générique : Gentry et Gentry, 1978 : 297.

Le genre *Tragelaphus*, qui comprend tous les Tragelaphini autres que *Taurotragus* (genre parfaitement défini par des caractères apomorphes), constitue manifestement un groupe paraphylétique, à l'intérieur duquel l'ordre des dichotomies est inconnu (v. p. ex. Gentry, 1978, fig. 27-2) et la position phylétique dans ce groupe de la lignée envisagée ci-dessous n'est pas plus claire.

Tragelaphus algericus n. sp.

1979 *Taurotragus* cf. *derbyanus* Gray. Arambourg : 140.

Holotype : une cheville gauche, avec des fragments du frontal, du pariétal et du squamosal, conservée à l'Institut de Paléontologie, MNHNP (pl. I, 3). Cette pièce porte la mention « *Taurotragus*, Ternifine 1956 », bien qu'elle ait été découverte en 1955 (R. Hoffstetter, *comm. pers.*).

Localité-type : Ternifine.

Diagnose : Tragelaphini de très grande taille. Chevilles très longues et robustes, proches de l'orbite, largement divergentes, peu inclinées vers l'arrière, formant une hélice longue (environ 1 tour 1/2), mais peu écartée de l'axe de révolution. Section de la cheville très peu comprimée transversalement, forte carène antérieure, carène postéro-interne présente mais indistincte. Trous sus-orbitaires grands et assez écartés, arrière-crâne relativement long.

Cette espèce, qui n'est actuellement représentée avec certitude que par l'holotype, est à mon avis une étape d'une lignée qui se poursuit avec le Tragélaphiné des « poches d'argiles rouges de décalcification de la carrière Schneider » (Maroc), décrit par Arambourg (1938) sous le nom de « *Taurotragus derbyanus* mut. *maroccanus* » (Arambourg, 1938, pl. IV, fig. 3 : H. Thomas, 1979 : 69). Je propose pour ce dernier, que je désigne par *Tragelaphus maroccanus* (Arambourg, 1938), la diagnose suivante :

Espèce plus petite que *Tr. algericus*. Chevilles plus courtes et relativement plus massives, à hélice aussi longue (1 tour 1/2), mais moins étirée et plus serrée autour de son axe. Carène postéro-interne mieux marquée. Cornes moins divergentes et peut-être plus inclinées vers l'arrière.

Presque tous les caractères qui différencient *Tr. maroccanus* de *Tr. algericus* sont des convergences vers *Taurotragus*, ce qui explique qu'Arambourg, qui ne connaissait pas en 1938 le Tragelaphini de Ternifine, ait rattaché le massacre de la carrière Schneider au groupe des élands.

Dimensions comparées

	Tr. algericus Ternifine	*Tr. maroccanus* Casablanca
L cheville (en ligne droite)	500	370
DAP × DT base	82 × 75	65 × 60
larg. entre les bords externes des pédicules	2 × # 88	145
larg. entre les bords latéraux des trous sus-orbitaires	2 × # 52	89

La cheville du Tragelaphini de Ternifine ressemble plus au premier abord à celle d'un koudou, tel *Tragelaphus imberbis*, qu'à celle d'un éland. Chez *Taurotragus*, en effet, si la torsion est aussi marquée qu'ici, l'hélice décrite par la cheville est en revanche très serrée, et ne s'écarte que très peu ou pas du tout de l'axe de révolution (enroulement en vis). Chez les koudous, et surtout chez *Tr. strepsiceros*, l'hélice est au contraire très lâche et très écartée de l'axe (enroulement en tire-bouchon). La disposition est ici intermédiaire, mais clairement distincte d'un type comme de l'autre. La cheville est aussi plus courte et plus massive que chez *Tr. strepsiceros*, plus longue et relativement plus grêle que chez *Taurotragus* (mais les diamètres à la base sont semblables à ceux des plus forts élands), très peu comprimée transversalement à la base, certainement moins que chez les koudous de taille comparable (Gentry et Gentry, 1978, fig. 4). La carène antérieure, de beaucoup la mieux marquée, reste visible jusqu'à la pointe et atteint presque, à la base, la suture sagittale, comme chez les élands. Seul un vestige de carène postéro-externe subsiste vers l'extrémité. Le bord postéro-interne, sans être anguleux, est un peu caréné, et non régulièrement arrondi comme la face postéro-externe.

Il est regrettable que la région fronto-pariétale ne soit qu'incomplètement préservée, ce qui ne permet d'apprécier exactement ni le degré de divergence, ni le degré d'inclinaison vers l'arrière. On peut néanmoins estimer ceux-ci grâce aux vestiges de la cavité cérébrale et la disposition de la face latérale de la boîte crânienne, qui comporte en particulier la suture pariéto-squamosale. Les cornes étaient certainement beaucoup moins inclinées que chez l'actuel *Taurotragus oryx*, et probablement même moins que chez *Taurotragus arkelli* du bed IV d'Olduvai (Leakey, 1965, pl. 44) ou que chez *Tr. imberbis*. Cette position redressée des cornes est d'ailleurs confirmée par le rapprochement corrélatif entre la cheville et l'orbite. Les cornes divergeaient sans doute autant que celles du grand koudou actuel, et peut-être même que celles de la sous-espèce *Tr. strepsiceros grandis* d'Olduvai (Leakey, 1965, pl. 38).

La distance entre la cheville et la face occipitale est plus grande que chez *Taurotragus oryx*, probablement aussi grande que chez *Taurotragus arkelli* ou même les koudous (ce caractère est en partie lié à la position redressée des cornes). Les trous sus-orbitaires sont très vastes, comme chez *Taurotragus* ou *Tr. strepsiceros*.

Les dents de Tragelaphini sont complètement absentes à Ternifine, et le seul autre fossile qui puisse appartenir à *Tr. algericus* est un métacarpe, n° 1954-7-857 dont les dimensions sont : L = 278 ; DT prox. = 61,5 ; DT mil. = 36 ; DT dist. = 60,5.

Ce métacarpe ne pourrait être confondu qu'avec ceux du Bovini présent dans le gisement, mais il est plus long, plus grêle, l'extrémité distale est étroite, la facette pour l'unciforme est relativement plus grande et arrondie. La détermination de cet os est néanmoins incertaine.

Comparaisons

Le type de *Tr. algericus* ayant fréquemment été rapporté au genre *Taurotragus* (en particulier par H. Thomas, 1977, et par Arambourg, 1979), il n'est pas inutile de rappeler que ce dernier est connu dès le bed IV d'Olduvai (niveau sensiblement contemporain de Ternifine) avec *Taurotragus arkelli* qui possède déjà tous les caractères essentiels des élands modernes, et surtout la torsion « en vis », indubitablement autapomorphe. Le Tragelaphini de Ternifine n'appartient certainement pas à cette lignée, probablement individualisée dès le bed II, comme le montre un fragment de cheville de ce niveau, BM(NH) M 29415 (mentionné par Gentry et Gentry, 1978 : 307), à torsion forte, mais peu courbé. Le phylum de *Taurotragus* est peut-être passé par un stade voisin de celui représenté à Ternifine, mais certainement bien avant le Pléistocène moyen. Il n'est cependant peut-être pas nécessaire de faire remonter l'origine de *Taurotragus* jusqu'au Miocène, comme le propose Gentry (1978, fig. 27-2) ; le croisement *Taurotragus oryx* × *Tragelaphus strepsiceros* est en effet fertile, au moins jusqu'à la première génération (Van Gelder, 1977). Rien ne venant indiquer une proche parenté, le maintien du Tragelaphini de Ternifine dans le genre *Taurotragus* me semble injustifié.

Il ne fait en revanche, à mon avis, aucun doute que *Tr. algericus* est l'ancêtre direct du Tragelaphini des argiles rouges de décalcification de la carrière Schneider près de Casablanca, décrit et figuré par Arambourg (1938). Aucun autre fossile n'a cependant, à ma connaissance, été découvert dans ces argiles, d'âge par conséquent incertain. Des remplissages de grottes ou de fissures ont eu lieu à de nombreuses reprises au cours du Pléisto-

cène moyen et supérieur sur le littoral marocain, et il serait téméraire d'avancer un âge plus précis.

Les chevilles de *Tr. maroccanus* sont très semblables à celle de *Tr. algericus*, mais elles sont moins grandes, moins divergentes, l'hélice qu'elles décrivent, aussi longue (1 tour 1/2), s'écarte encore moins de l'axe de révolution, et son pas est plus court : la distance (mesurée sur la face antérieure) entre la carène postéro-interne et la carène antérieure du tour suivant ne mesure ici que 85 mm. au lieu de 200 environ à Ternifine. La carène postéro-interne est mieux marquée, la surface comprise entre celle-ci et la carène antérieure étant nettement concave, sauf à l'extrême base.

Tous les autres Tragelaphini du Pléistocène moyen et supérieur d'Afrique du Nord, à l'exception d'une cheville du Pléistocène supérieur de Pointe Pescade (Pomel, 1894, pl. 7) qui appartient sans doute à *Taurotragus*, ne sont représentés que par des dents et os des membres, probablement indéterminables génériquement, mais qui pourraient aussi bien être rattachés à *Tragelaphus* qu'à *Taurotragus*.

De l'Aïn Hanech, Arambourg (1979, pl. 49, fig. 5-6) a décrit et figuré, sous le nom de *Taurotragus gaudryi*, deux molaires supérieures qui, comme l'a déjà noté H. Thomas, n'appartiennent manifestement pas à un Tragelaphini. En revanche, de Bel Hacel (gisement peut-être contemporain du précédent), Arambourg (1979, pl. 50, fig. 7-8) a décrit et figuré, sous le nom de *Hippotragus priscus*, deux molaires supérieures à face externe aplatie et piliers peu arrondis, qu'on ne peut certainement pas rattacher aux Hippotragini. Il pourrait s'agir d'un Boselaphini si cette tribu n'était pas inconnue en Afrique au Pléistocène. Ces dents sont sans doute celles d'un Tragelaphini, peut-être voisin de celui de Ternifine. La présence d'une colonnette, absente chez les Tragelaphini actuels, n'est qu'un caractère primitif ; on la retrouve d'ailleurs au Pléistocène supérieur sur les molaires supérieures d'un grand Tragelaphini à El Kheuzira au Maroc (Arambourg, 1938, pl. 1, fig. 5) et à la carrière Anglade en Algérie (il s'agit d'un fragment de maxillaire déterminé par Arambourg en 1935 comme *Camelus* cf. *dromedarius*).

De l'Aïn Jourdel, Ph. Thomas (1889) a décrit, sous le nom de *Palaeoreas gaudryi*, un fragment basal de cheville de corne droite qui évoque celle du Tragelaphini de Ternifine par l'absence de compression transversale, la prépondérance de la carène antérieure, la torsion et la spiralisation assez lâches, la nette divergence par rapport au plan sagittal. Bien que « *P.* » *gaudryi* soit de taille médiocre (DAP × DT base = 50 × 50), il constitue un ancêtre acceptable de *Tragelaphus algericus*.

Gentry (1976, 1978, et manuscrit) a rattaché à *Tragelaphus gaudryi* le Tragelaphini le plus commun dans les membres E à G de l'Omo. Son évolution est marquée, selon cet auteur, par de légères augmentations de la compression transversale, de la taille et de la torsion des chevilles, l'accentuation de la carène antérieure, et la diminution de l'angle de divergence. Certaines de ces modifications montrent que le *Tr. gaudryi* des membres supérieurs de l'Omo n'est certainement pas l'ancêtre de *Tragelaphus algericus*. Ce dernier pourrait en revanche s'enraciner dans le *Tragelaphus* du membre C, de grande taille pour son âge géologique, à cornes bien divergentes et à carène externe atténuée vers la base. Il est regrettable qu'à l'exception de celle de *Tr. strepsiceros*, l'histoire du genre *Tragelaphus* soit en fait très mal connue.

PLANCHE I

1. — Hippotragini indéterminé. N° 1931-3-27. Série dentaire P_3-M_3 droite. × 1.
2. — ? Caprini gen. et sp. indét. M_3. a : vue occlusale ; b : vue linguale. × 1.
3. — *Tragelaphus algericus* n. sp. Cheville gauche (holotype). a : vue antérieure ; b : vue externe. × 1/4.

Tribu des Bovini

Bos ? cf. **bubaloides** Arambourg, 1979

Aucune dent ni fragment de corne de Ternifine ne peut être attribué avec certitude à un Bovini. Il n'est cependant pas impossible, quoique peu probable, que certaines des molaires supérieures mentionnées plus loin comme « Hippotragini indéterminés » doivent en réalité être rattachées à la même espèce que quelques os des membres (deux métacarpes, deux métatarses et probablement trois astragales) dont les dimensions et la massivité ne permettent aucun doute quant à leur appartenance à la tribu des Bovini.

Sur le métacarpe, la surface articulaire pour l'unciforme est triangulaire ; la diaphyse du métatarse est traversée par les trous vasculaires qui communiquent, le sillon antérieur est large. Les épiphyses sont plus étroites que celles des Bovini actuels, et même que celles de *Pelorovis* (Gentry, 1967, pl. 5, fig. 1-2), à l'exception de la moitié interne de l'articulation pour la phalange médiale, très étalée (en particulier sur le métatarse 1954-7-102). Seules les proportions des métapodes donnent des indications sur les affinités de ce Bovini.

Dimensions

Métacarpe

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
Ternifine 1955-13-423	255	70	42	75
Ternifine 1954-7-829	270	72	#46	76,5
Bos ? praeafricanus Aïn Hanech (Arambourg, 1979)	260	#70	43	#75
Pelorovis oldowayensis Olduvai (Gentry, 1967)	238	—	48,8	(88) *
Bos primigenius ** Tamar Hat (H. Thomas, 1977)	266	82	44	84

Astragale

	H externe	DT dist.
1954-7-175	84	57
1956-12-122	—	54
sans n°	87	—

Métatarse

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
Ternifine 1954-7-102	#280	59,5	38	—
Ternifine 1955-13-1126	284	60,5	40,5	70

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
Bos ? praeafricanus Aïn Hanech (Arambourg, 1979)	—	61	#40	—
Bos ? bubaloides Aïn Hanech (Arambourg, 1979)	370?	74	45	—
Pelorovis oldowayensis Olduvai (Gentry, 1967)	275	(68)	39	(76)
Bos primigenius Pléisto. sup., Chine	298	67	37	77

* Les valeurs entre parenthèses sont estimées d'après Gentry, 1967, pl. 5.
** Parmi les métacarpes de Tamar Hat, ce spécimen est le plus proche par ses dimensions de ceux de Ternifine.

Ce tableau montre que les métapodes de Ternifine sont, par leurs dimensions et leurs proportions, presque identiques à ceux attribués par Arambourg (1979) à son *Bos ? praeafricanus* de l'Aïn Hanech. Les âges de ces deux gisements n'étant pas très différents, tous ces métapodes sont sans doute co-spécifiques. D'autres métapodes de l'Aïn Hanech ont été rapportés par le même auteur à son *Bos ? bubaloides* ; leurs dimensions surpassent cependant celles des os homologues de tous les autres Bovidés (dont seuls les représentants récents atteignent des dimensions voisines) et le métacarpe de *B. ? bubaloides* (et peut-être aussi le métatarse) appartient sans doute en fait au Giraffidé *Libytherium*, abondant à l'Aïn Hanech.

Le type de *B. ? bubaloides* est une cheville dont j'ai déjà indiqué (Geraads, 1981) qu'elle avait été mal orientée par Arambourg. Elle s'adapte presque parfaitement sur l'arrière-crâne, type de *B. ? praeafricanus*, et il est évident que ces deux pièces-types (toutes deux de l'Aïn Hanech) appartiennent, sinon au même individu, au moins à la même espèce, pour laquelle le nom de *Bos ? bubaloides* a quelques pages de priorité.

Bos ? bubaloides se distingue de *Bos primigenius* (et du genre *Bos* s. str.) par l'absence de « chignon » supra-occipital, la proximité des fosses temporales sur la face occipitale, la section nettement comprimée des chevilles, la simplicité du schéma occlusal des molaires et la relative gracilité des métapodes. Quelques-uns de ces caractères évoquent en revanche certains Bovini primitifs, tel le *Leptobos* eurasiatique, et c'est peut-être de ces formes que *Bos ? bubaloides* se rapproche le plus, malgré son âge relativement récent.

Sous-famille des Hippotraginae

Tribu des Hippotragini

Genre **Oryx** de Blainville, 1816

Espèce-type : *Oryx gazella* (L.).

Cette espèce comprend le gemsbok d'Afrique du Sud, et l'oryx beisa d'Afrique de l'Est.

Oryx cf. **gazella** (L.)

? 1979 *Oryx eleulmensis* Arambourg : 82.

Quelques chevilles longues, grêles et presque rectilignes appartiennent à un oryx manifestement différent de l'actuel *O. dammah* nord-africain, mais voisin en revanche de l'oryx beisa d'Afrique de l'Est.

Dimensions : 1956-12-30 : DT base = 50,5 ; DAP base = 49,5. — 1956-12-134 : DT base = 48,5 ; DAP base = 42. — 1954-7-92 : DT base = 50,5 ; DAP base = 46. — Sans n° : DT base = 46,5 ; DAP base = 45.

La longueur de la cheville incomplète 1956-12-30 (pl. II, 1) est de 330 mm ; les autres spécimens sont plus fragmentaires, mais toutes les chevilles mesuraient sans doute environ 400 à 450 mm.

Ces cornes ne sont cependant associées qu'à de très petits fragments de frontaux, et leurs inclinaison, divergence et même situation (droite ou gauche) ne peuvent être déterminées en toute certitude. Elles sont apparemment très inclinées vers l'arrière, et très légèrement courbées vers l'arrière et l'extérieur. Leur section est faiblement, mais constamment, comprimée antéro-postérieurement, avec une face postérieure un peu aplatie. Tous ces caractères se retrouvent chez *O. gazella*, tandis que chez *O. dammah*, les chevilles sont fortement courbées et ont une section ronde. Il serait cependant téméraire d'assimiler l'oryx de Ternifine à une espèce actuelle.

Les dents d'Hippotragini de Ternifine sont indéterminables au-dessous du niveau tribal, et seront décrites séparément (p. 60).

Comparaisons

Le genre *Oryx* comprend aujourd'hui quatre groupes (espèces ?) bien séparées géographiquement, mais avait probablement jadis une extension plus vaste, et on ne peut manquer d'être surpris de la rareté des oryx fossiles, d'autant plus que les formes actuelles vivent habituellement en troupeaux parfois importants.

Du bed I d'Olduvai, et du membre G de l'Omo (niveaux sensiblement contemporains), Gentry et Gentry (1978) ont décrit des *Oryx* se distinguant des formes récentes comme de celle de Ternifine par la compression transversale (et non antéro-postérieure) des chevilles. Joleaud (1918) a décrit, sous le nom de *O. leucoryx*, une cheville du Villafranchien (?) de Mansoura près de Constantine. Mais si les diamètres à la base de ce fragment sont bien ceux indiqués par cet auteur (DAP 44, DT 30), il ne s'agit certainement pas d'un *Oryx*, le degré de compression étant beaucoup trop fort, mais peut-être d'un *Hippotragus*.

De l'Aïn Hanech, Arambourg (1979) a décrit sous le nom de *Oryx eleulmensis* un fragment de cheville dont les dimensions, les très faibles courbures vers l'arrière et l'extérieur, la section « presque circulaire avec un léger méplat postérieur » sont identiques à ceux d'*O. gazella*. Il en est de même des quelques dents attribuées par Arambourg à la même espèce, et le nom d'*O. eleulmensis* n'est probablement qu'un synonyme d'*O. gazella*. Les oryx de l'Aïn Hanech et de Ternifine sont les plus anciens représentants connus des oryx

de type moderne, à chevilles très inclinées vers l'arrière, et à section comprimée antéro-postérieurement.

Parmi les gisements plus récents du Pléistocène moyen, les carrières Thomas (Geraads, *sous presse*) et le lac Karâr ont livré des dents d'Hippotragini, probablement d'*Oryx* (les dents du lac Karâr n'ont pas été signalées par Boule en 1900, mais figurent dans les collections de l'Institut de Paléontologie du MNHNP sous les n° KAR 70 et KAR 80). Ces restes sont spécifiquement indéterminables.

A Tihodaïne, un oryx a été rapporté par H. Thomas (1977) à *O.* aff. *dammah* mais les chevilles de ce gisement sont trop fragmentaires pour permettre une détermination spécifique. Les dents de Tihodaïne sont plus grandes que celles de *O. dammah* (longueurs M_1-M_3 respectivement 85 et 73, *in* H. Thomas, 1977), et rien n'interdit à mon avis de rattacher l'oryx du Tassili à *O. gazella*.

O. dammah serait alors inconnu à l'état fossile ; peut-être s'agit-il effectivement d'une espèce d'origine très récente.

Genre **HIPPOTRAGUS** Sundevall, 1846

Espèce-type : *Hippotragus leucophaeus* (Pallas, 1766).

Hippotragus cf. **gigas** Leakey, 1965

Cette espèce est représentée par dix chevilles incomplètes et très certainement aussi par quelques dents, qui ne paraissent cependant pas pouvoir être distinguées de celles d'*Oryx*, et seront décrites séparément, comme « Hippotragini indéterminés ».

Les chevilles sont longues, recourbées vers l'arrière (pl. II, 2), comprimées transversalement mais non aplaties et dépourvues de bourrelets transversaux. Une base de corne gauche n° 1956-12-136 (pl. II, 3), encore fixée à un fragment de frontal, s'insère assez loin de l'orbite ; son bord antérieur prolonge, en vue latérale, la partie inter-orbitaire des frontaux ; elle est donc assez fortement inclinée vers l'arrière ; les cornes étaient très proches l'une de l'autre à la base, et très peu, ou pas du tout, divergentes.

Dimensions

	L	DAP (base)	DT (base)	DAP (mi-L.)	DT (mi-L.)
1956-12-136	—	64	54	—	—
1955-13-359	460+	60	49	35	32
1955-13-350	#495	55	42,5	39	32
1931-8-23	550?	58	48	41	38
1954-7-126	—	—	—	37	33
1955-13-605	—	—	—	37	30
1955-13-1021	—	—	—	33,5	27
1956-12-44	—	—	—	40	33
1956-12-133	—	—	—	39	35
sans n°	—	—	—	36	31

Comparaisons

Cet Hippotragini a été rapproché par H. Thomas (1977) d'*Oryx dammah*, et ses cornes inclinées et recourbées vers l'arrière rappellent effectivement l'Oryx algazelle. Néanmoins, la taille et la massivité des plus gros spécimens et surtout la très nette compression transversale distinguent ces chevilles de celles d'*Oryx*. Les diamètres à la base (absente) du n° 1956-12-133 atteignaient environ 70 × 60, et le spécimen 1955-13-350 est beaucoup plus comprimé transversalement qu'aucune corne d'*Oryx* fossile (la compression étant antéro-postérieure chez les *Oryx* récents).

Ces chevilles se distinguent aussi de celles de l'Alcelaphini *Damaliscus niro* (qui ont une allure générale semblable : Leakey, 1965, pl. 54, 55, 86, 92 ; Gentry et Gentry, 1978, pl. 27, 28) par l'absence complète de lyration, de bourrelets transversaux, d'aplatissement de la face latérale sur la plupart des spécimens, par la très faible divergence, et par la position moyenne, et non antérieure, de la plus grande dimension transversale de la section, et la forte inclinaison vers l'arrière. Ces trois derniers caractères ne sont observables que sur 1956-12-136, mais les autres différences suffisent à écarter tout rapprochement avec les Alcelaphini.

Ces chevilles rappellent en revanche celles du genre *Hippotragus*. La faible courbure du frontal, peu surélevé entre les cornes, et l'absence d'aplatissement des faces latérales de celles-ci, distinguent l'hippotrague algérien de *H. niger*, mais évoquent *H. equinus*, l'actuelle antilope chevaline. *H. gigas*, de nombreux sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Afrique orientale et méridionale (Gentry et Gentry, 1978), a généralement des cornes plus grandes et plus redressées que 1956-12-136, seul spécimen de Ternifine où le mode d'implantation soit visible, mais la variabilité de ce caractère n'est qu'incomplètement connue à Olduvai et totalement inconnue à Ternifine. En tout cas, 1956-12-136 a des cornes trop inclinées vers l'arrière pour être à l'origine des formes modernes. Il n'existe par ailleurs à Ternifine aucune dent semblable à celles des *Hippotragus* actuels et, bien que cette détermination ne soit pas entièrement satisfaisante, on peut rattacher cette espèce à *Hippotragus* cf. *gigas*, en attendant que des matériaux plus complets permettent de préciser sa position phylétique.

Hippotragus est très rare en Afrique du Nord, et la relative abondance de ce genre à Ternifine est un des aspects « est-africains » de ce site. Du Pléistocène inférieur de Bel-Hacel, Arambourg (1979) a décrit et figuré, sous le nom de *H. priscus*, deux molaires supérieures qui n'appartiennent certainement pas à un Hippotragini (v. p. 54). Du Pléistocène moyen, une M_3 du Tensiftien D_0 de Sidi Aberrahman, conservée à l'Institut de Paléontologie du MNHNP et déterminée par le même auteur (Ms) comme *Hippotragus*, appartient peut-être aussi à ce genre, qui persiste jusqu'au Pléistocène supérieur en Algérie (Arambourg *in* Arambourg *et al.*, 1934).

Dentitions d'Hippotragini indéterminés

Il est nécessaire de décrire séparément les restes dentaires de cette tribu, dont le rattachement à *Oryx* cf. *gazella* plutôt qu'à *Hippotragus* cf. *gigas* semble impossible. Comme

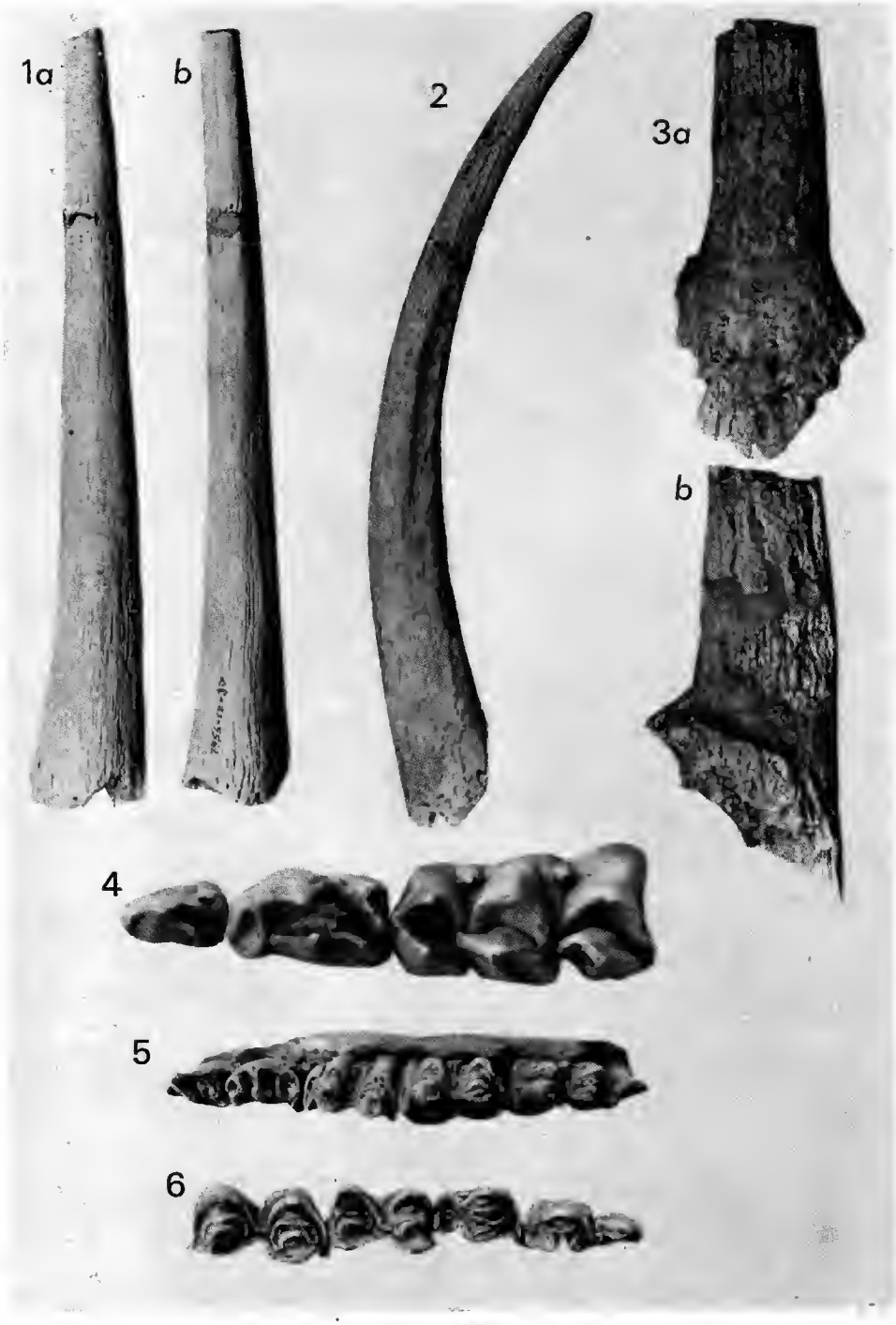


PLANCHE II

1. — *Oryx* cf. *gazella* (L.). N° 1956-12-30. Cheville gauche : a, vue interne ; b, vue postérieure. × 1/3.
2. — *Hippotragus* cf. *gigas* Leakey. N° 1955-13-350. Cheville. × 1/4.
3. — *Hippotragus* cf. *gigas* Leakey. N° 1956-12-136. Fragments de cheville et de frontal gauches : a, vue antérieure ; b, vue interne. × 1/3.
4. — *Giraffa* ? cf. *pomeli* Arambourg. Série dentaire reconstituée : DP_2-DP_4 droites. × 1.
5. — ? *Kobus* sp. Série dentaire droite P_3-M_3. × 1.
6. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). N° 1956-12-232. Série dentaire P_2-M_2. × 1.

l'ont signalé H. Thomas (1977) et Gentry et Gentry (1978), cette distinction, difficile pour les formes actuelles, l'est encore plus pour les fossiles (selon Gentry et Gentry, 1978 : 346, « the teeth of *H. gigas*... are almost indistinguishable from *Oryx* »).

La dentition supérieure n'est représentée que par deux prémolaires et huit molaires (longueurs des molaires : 30 à 31 mm), à piliers externes modérément saillants et à colonnettes beaucoup plus faibles que chez les *Hippotragus* actuels. Il n'est pas impossible que certaines de ces dents supérieures appartiennent au Bovini présent dans le gisement, mais ce n'est le cas d'aucune des molaires inférieures, toutes pourvues d'un pli caprin.

La pièce la plus complète est une série dentaire inférieure, n° 1931-3-27 (pl. 1, 1), assez usée, et à laquelle manque P_2 (longueur P_3-P_4 = 37, M_1-M_3 = 83). La rangée des prémolaires était certainement plus courte que chez les *Hippotragus* actuels, mais correspondrait aussi bien à celle d'*Oryx* que de *H. gigas* (Gentry et Gentry, 1978, fig. 17).

Quatre dents isolées, numérotées 1954-7-244 (P_2), 240 (P_3), 238 (P_4), 24? (n° effacé, M_1) appartiennent très certainement à un même individu (P_2-P_4 = 45). P_2 est relativement grosse et biradiculée. P_4 est semblable à trois autres P_4 isolées : le paraconide n'est pas dédoublé, et se prolonge sur la face externe par un net pli caprin : le métaconide est gros, mais bien séparé du paraconide. Les longueurs de ces P_4 sont d'environ 19 à 20 mm.

Les dents les plus nombreuses sont les M_3 (8 spécimens) ; le développement du pli caprin et celui des colonnettes varient à peu près parallèlement. Il serait tentant de rattacher à *Hippotragus* les M_3 à pli caprin et colonnettes forts (comme chez les *Hippotragus* actuels) mais ces M_3 ne sont pas plus brachyodontes que les autres, contrairement à ce qu'on aurait pu attendre. Toutes ces dents sont un peu plus grandes en moyenne, mais pas plus hypsodontes, que celles d'*Oryx* cf. *gazella* de l'Aïn Hanech. Elles sont en revanche, de même que les prémolaires, un peu plus basses que celles de l'*Oryx* de Tihodaïne.

Dimensions : M_3 1954-7-237 : L = 40 ; M_3 1955-13-83 : L = 41,5. Les autres ne sont pas numérotées : L = 39,5 (H = 46 + ; env. *49*) ; 40 ; env. 41 ; 41,5 ; 43 ; 44,5.

Il est statistiquement très improbable que toutes ces dents appartiennent soit à *Oryx*, soit à *Hippotragus*. S'il s'agit vraiment à Ternifine d'une forme terminale de *H. gigas*, il est aisément concevable que ses dents soient devenues très hautes. N'ayant en revanche pas développé les forts pli caprin et colonnettes des *Hippotragus* récents, elles ont conservé une morphologie très voisine de celle des dents d'*Oryx*. Cela indique peut-être aussi que les habitudes alimentaires de *H. gigas* étaient plus proches de celles des *Oryx* que de celles des hippotragues actuels.

Tribu des Reduncini

Genre ? **KOBUS** A. Smith, 1840

Espèce-type : *Kobus ellipsiprymnus* (Ogilby, 1833).

Kobus ? sp.

Cette espèce n'est représentée que par une mandibule incomplète avec P_3-M_3 (pl. II, 5) et six dents isolées (toutes ces pièces sont dépourvues de numéros). Les caractères de ces dents sont ceux des Reduncini : piliers arrondis et saillants, colonnettes sur les molaires, pli caprin bien développé ; sur P_4 le talonide est bien séparé du trigonide et très saillant, le métaconide est allongé mais reste bien séparé du paraconide.

Dimensions : M_1-M_3 : 48 ; M^1 ou M^2 : 13,5 × 13,2 ; M^3 : 17,2 × 15,6 ; DP^4 : 12,8 × 11 ; P^4 : 9,2 × 12 (H = env. *18*) ; 2 M_1 : L = env. 11.

La taille de ces pièces correspond à celle des actuels *K. kob* ou *Redunca arundinum*. La seule différence nette entre les dentitions de ces deux espèces porte sur l'indice P^2-P^4/M^1-M^3, mais ce critère n'est pas utilisable ici. Comme il n'existe aucune cheville de Reduncini à Ternifine, la position systématique de ces restes dentaires demeure incertaine.

Comparaisons

Si les Reduncini sont relativement abondants (surtout à l'Omo) en Afrique de l'Est, ils ne sont représentés en Afrique du Nord que par *Redunca khroumirensis* Arambourg, 1979, du Pliocène du lac Ichkeul (*Redunca culmensis* Arambourg, 1979, est probablement un Alcelaphini, v. p. 70), et au Pléistocène supérieur par *R. redunca* (selon Gentry et Gentry, 1978 : 338). L'espèce pliocène (trop grande pour appartenir au genre *Redunca*) est plus grande mais plus brachyodonte que celle de Ternifine, comme le montrent les dimensions suivantes : Ichkeul : L M_3 = 25,5, H = *28,5* (rapport H/L = 1,12) ; Ternifine : L M_3 = 20, H = *27* (rapport H/L = 1,35).

Quant au Reduncini du Pléistocène supérieur, décrit par Pomel (1894) sous les noms de *Antilope selenocera*, *A. triquetricornis* (pars) et *A. maupasi*, il appartient sans aucun doute au genre *Redunca*, et n'a certainement aucune relation phylétique directe avec celui de Ternifine qui apparaît assez isolé. On a l'impression qu'il s'agit d'incursions répétées au Maghreb d'immigrants venus d'Afrique de l'Est ou d'Asie, mais les matériaux nord-africains sont insuffisants pour le démontrer.

Sous-famille des Alcelaphinae

Tribu des Alcelaphini

Cette tribu, presque exclusivement africaine, est aussi la plus diversifiée dans ce continent au Quaternaire. Seuls deux genres sont cependant présents à Ternifine : *Parmularius* (aujourd'hui éteint), et *Connochaetes*.

Genre **PARMULARIUS** Hopwood, 1934

Espèce-type : *Parmularius altidens* Hopwood, 1934.

Diagnose générique : Gentry et Gentry, 1978 : 371.

Parmularius ambiguus (Pomel, 1894)

1894 *Boselaphus ambiguus* Pomel : 52.
1894 *Connochaetes prognu* Pomel : pl. III, fig. 3-4.

Boselaphus est une antilope asiatique, sans rapport avec les Alcélaphinés.

Type : Le problème de la désignation d'un spécimen-type est délicat. Il doit en effet être choisi parmi les spécimens décrits (et tous figurés) par Pomel en 1894. La pièce la plus caractéristique est le fragment de cheville de sa pl. III, fig. 3-4, malheureusement probablement perdu, et attribué par Pomel (avec réserves) à *Connochaetes prognu*, ce qui empêche de le retenir. Seules subsistent alors quelques dents. Je choisirai comme lectotype la première décrite, figurée par Pomel en 1894, pl. VI, fig. 14-17 (et non pl. V, fig. 1-4 comme indiqué dans son texte). Cette dent fait partie des collections de l'Institut de Paléontologie du MNHNP.

Diagnose : *Parmularius* de taille moyenne. Bases des cornes très massives, éloignées des orbites, très proches l'une de l'autre et peu divergentes, très inclinées vers l'arrière et portées par une ébauche de pédoncule commun. Cornes fortement courbées vers l'arrière à quelque distance de la base, et s'amincissant ensuite rapidement. Bourrelets transversaux inconstants. Rangée des prémolaires relativement longue, molaires supérieures habituellement pourvues de faibles crochets. P_2 constante. Métacarpe presque aussi long que le métatarse.

Cette espèce est le Bovidé le plus commun à Ternifine. Le nombre minimum d'individus peut être estimé (principalement d'après le nombre de M_3) à environ 40. Il existe par ailleurs une vingtaine de chevilles osseuses, parfois fixées à des fragments de frontal, de très nombreuses dents isolées et quelques mandibules, plusieurs dizaines de métapodes (souvent incomplets) et astragales, les autres os des membres étant assez rares (comme ceux des autres Bovidés).

Description

La partie du frontal située en avant des cornes est longue et presque plane. En vue antérieure, ses bords latéraux sont faiblement ou très faiblement concaves entre les cornes et les orbites, ces dernières étant peu saillantes. Il semble que les trous sus-orbitaires, très éloignés des chevilles, soient d'autant plus proches l'un de l'autre que la région frontale est étirée antéro-postérieurement, mais les massacres ne sont pas assez nombreux pour qu'on puisse l'affirmer. Cette région frontale se prolonge par les pédicules des cornes, très proches du plan sagittal et partiellement fusionnés à leur base pour former un tronc commun court mais net, creusé de vastes sinus. Il résulte de la formation de cette ébauche de pédoncule que la partie postérieure du frontal fait avec la partie antérieure un angle nettement inférieur à 90°. Les pédicules de chaque corne restent cependant bien distincts, contrairement à ceux de la plupart des bubales actuels, chez qui ils se fondent complètement dans le pédoncule. La fossette postcornuale est bien marquée, longue et étroite. Le caractère

le plus remarquable des cornes est leur courbure, souvent brutale, vers l'arrière, située vers le tiers ou la moitié de leur longueur, et qui sépare deux segments sensiblement rectilignes. Le segment basal, massif, ne s'amincit que très peu à partir de la base, et porte souvent sur sa face interne un épaississement allongé, oblique vers le haut et l'avant. Le bord antérieur de ce premier segment forme avec le frontal, en vue latérale, un angle un peu supérieur, égal, ou un peu inférieur à 180°. Les cornes sont donc très inclinées vers l'arrière. Le deuxième segment s'amincit assez rapidement et porte parfois quelques bourrelets transversaux. La pointe a parfois tendance à se recourber un peu vers l'avant.

En vue antérieure, la divergence des cornes, faible ou très faible à la base, s'accentue un peu à partir de la courbure, mais reste modérée. La torsion est rare (les cornes sont en général courbées dans un plan) : quand elle existe, elle est très faiblement hétéronyme. La section à la base est peu comprimée transversalement (DT = env. 4/5 de DAP), avec un grand axe oblique vers l'avant et l'intérieur, mais cette compression s'accentue fortement vers la pointe.

Il existe naturellement une certaine variabilité portant sur la plupart des caractères mentionnés ci-dessus, mais même les cas extrêmes se distinguent encore nettement de tous les autres Alcelaphini. Il s'agit manifestement de variations autour d'un même modèle.

Dimensions

Spécimens les plus complets	1955 13-47 (pl. III, 1)	1955 13-357	1956 12-28 (pl. III, 3)	1956 12-26	Sans n° (pl. III, 2)
L cheville	210 +	—	175 +	180 +	—
DAP × DT (base)	59 × 50	55 × 41 +	59 × 45	55 × 43	52 × 44
Distance de la cheville à l'orbite	42	55	58	62	60
Distance de la cheville au trou sus-orbitaire	55	62	59	62	—
Distance entre les trous sus-orbitaires	2 × 35	—	58	—	—
Largeur entre les bords externes des pédicules	2 × 65	—	2 × 63	2 × 57	105

Autres spécimens	DAP × DT (base)	L	Autres spécimens	DAP × DT (base)	L
1954-7-91	53 × 47+		1956-12-243	50 × 40	
1954-7-173	55 × 37		Sans n°	48+ × 41	
1955-13-42	54 × 48	135 (180) *	Sans n°	54 × 45?	152 (170)
1955-13-506	50 × 40		Sans n°	—	220 (230)
1955-13-895	52 × 42	215 (230)	Sans n°	50 × 40	
1955-13-942	—	228 (240)	Sans n°	63— × 46+	246 (246)
1956-12-27	63 × 46		Sans n°	51 × 47	220 (225)
1956-12-45	56 × 43	191 (220)	Sans n°	53 × 46	166 (210)
1956-12-46	53 × 44		Sans n°	55 × 44	
1956-12-60	48 × 38	165 (210)	Sans n°	53 × 44	190 (220)

* Entre parenthèses : longueur estimée de la cheville complète.

Le seul autre reste crânien conservé est un basioccipital. Les tubérosités antérieures sont très allongées et rejoignent les postérieures de part et d'autre d'une dépression centrale. Les dimensions modérées de cet os incitent à le rapporter à *Parmularius* : longueur entre l'arrière des tubérosités postérieures et l'avant des antérieures : 42 ; DT sur les tub. post. : 33 ; DT sur les tub. ant. : 23,5.

Dentition

Le schéma occlusal des molaires est relativement simple. Les molaires inférieures sont dépourvues de crochets dans les vallées, mais ceux-ci sont en revanche constants (quoique petits) sur les molaires supérieures qui portent exceptionnellement une colonnette. Les piliers des dents supérieures ne sont que faiblement convexes. *P. ambiguus* se différencie nettement sur ce critère de « *Boselaphus* » *probubalis* Pomel (semblable aux bubales récents) et il faut ici rendre justice à cet auteur qui avait parfaitement réalisé l'importance de cette différence (d'où le nom de « Bosélaphe ambigu ») et qui, malgré l'extrême pauvreté du matériel dont il disposait, avait clairement distingué des espèces trop souvent abandonnées par la suite.

La P_4 est toujours bien molarisée (jonction paraconide-métaconide complète), mais la muraille interne de la P_3 ne se ferme qu'après avoir été largement entamée par l'usure. La P_2 est toujours présente. La rangée des prémolaires est longue pour un Alcelaphini, et surtout pour un *Parmularius* (pl. II, 6).

Dimensions

Longueurs des segments dentaires

	P_2-M_3	P_2-P_4	M_1-M_3
1954-7-230	—	31	—
1955-13-154	97	31,5	64
1955-13-661	86	26,5	59
1955-13-1046	96	30	64
1956-12-203	86	27,5	57
sans n°	89	—	63
sans n°	90	—	62,5
1956-12-232	—	30	—
sans n°	—	28	—

Longueurs M_1-M_3 de 4 mandibules sans n° : 59,5 ; 63 ; 66 ; 66,5.
Longueurs des M_3 : N = 34 ; L mini. = 26 ; L max. = 32 ; L moy. = 28,7 ; σ = 1,42.

Toutes les dents sont très hautes. Deux dents fraîches mesurent : P_4 : L = 15, H = *29* ; M_3 : L = 29, H = *49*.

Squelette

Les os des membres sont identifiés comme Alcelaphini grâce aux critères mis en évidence par Gentry et Gentry (1978 : 355, 374), et à l'intérieur de ce groupe, comme *Par-*

mularius par leur taille, et surtout leur gracilité, qui les distinguent de prime abord de ceux de *Connochaetes*.

Dimensions

Humérus : DT de l'articulation distale (valeurs extrêmes ; entre parenthèses : valeurs moyennes) : 43-47 (44,7) ; N = 8. DAP minimum de l'articulation distale : 20,5-22 (21,2) ; N = 10.

Radius

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
1955-13-417	264	—	26	37
1955-13-1030	282	48	26	40
1955-13-1120	—	45	—	—
sans n°	268	47	25	37
sans n°	—	47	27	—

Métacarpe

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
1954-7-859	215+	32+	20,5	36,5
1955-13-814	240	37,5	20,5	—
1956-12-38	224	32	21	35
1956-12-178	233	—	20+	37
sans n°	235	36	21,5	37
sans n°	227	—	20	38

Tibia : 1956-12-265 : L = 306 ; DT prox. = 60 ; DT mini. = 26 ; DT dist. = 41.
L'extrémité proximale manque sur tous les autres spécimens : DT mil. = 22-27 (24,3) ; N = 12 ; DT dist. = 35-41 (38,0) ; N = 13.

Astragale : H int. = 37,7-40,3 (38,7) ; N = 9 ; DT dist. = 24,2-26,3 (25,7) ; N = 9.

Métatarse : Dimensions de 11 spécimens complets : L = 226-249 (240) ; DT prox. = 27-33 (29,8) ; DT mil. = 16,2-20,5 (18,3) ; DT dist. = 30-37 (33,3).
De nombreux spécimens sont dépourvus d'extrémité distale : DT prox. = 27-32 (29,2) ; N = 13 ; DT mil. = 15,7-19,5 (17,4) ; N = 16.

Les os des membres de petite taille : tarsiens (sauf astragale), carpiens, phalanges... sont rarissimes dans les collections de Ternifine, et aucun ne peut être attribué avec certitude à *P. ambiguus*.

Comparaisons

Les restes crâniens, bien que limités à la région frontale, sont suffisamment caractéristiques pour autoriser le rattachement de « *Bosephalus* » *ambiguus* Pomel au genre *Par-*

mularius. La forte angulation du frontal, les cornes très inclinées vers l'arrière, éloignées des orbites et pourvues d'un épaississement médial, les longs pédicules partiellement fusionnés (tous ces caractères sont évolués) distinguent en effet très nettement cette espèce de *Damaliscus*. Seul le genre actuel *Alcelaphus* rappelle *Parmularius* par la morphologie de cette région, mais ses cornes présentent toujours une très forte torsion homonyme qui existe déjà chez son probable ancêtre du Pléistocène inférieur et moyen, *Rabaticeras* (Gentry et Gentry, 1978). Les similitudes entre *Parmularius* et *Alcelaphus* montrent l'importance des phénomènes de parallélisme évolutif chez les Alcélaphinés.

Cinq espèces de *Parmularius* ont été décrites, dont trois : *P. altidens*, *P. angusticornis* et *P. rugosus* se succèdent dans cet ordre à Olduvai (Gentry et Gentry, 1978) : *P. braini* a été décrit de Makapansgat par Vrba (1977) qui a également créé (1978) pour un petit Alcelaphini de Kromdraai A l'espèce *P. parvus*, dont les chevilles sont cependant inconnues.

De ces espèces, *P. angusticornis* est la plus voisine de *P. ambiguus* par sa taille, l'angulation du frontal, l'inclinaison des cornes vers l'arrière, leur éloignement de l'orbite, leur divergence, faible à la base mais qui augmente vers le sommet, la massivité de leur portion basale suivie d'un rapide amincissement, mais les cornes d'Olduvai sont dépourvues de la forte courbure de celles de Ternifine. La forte courbure des cornes vers l'arrière est probablement un caractère primitif, comme le suppose Vrba (1977). Le plus ancien représentant du groupe de *Parmularius*, du gisement Pliocène de Laetoli, a en effet des chevilles fortement et assez brusquement (comme de nombreux spécimens de Ternifine) courbées (Gentry et Gentry, 1978, pl. 21). Ces auteurs ont aussi montré (pl. 17) un exemple d'atténuation puis de disparition de courbure chez *P. altidens*. On peut donc penser que la courbure primitive s'est conservée chez *P. ambiguus*, mais l'hypothèse inverse (l'acquisition de la courbure à partir de chevilles presque droites, semblables à celles de *P. angusticornis*) n'est pas inconcevable.

La dentition de cette dernière espèce n'a pas été reconnue avec certitude, mais dans leur « Size group II », Gentry et Gentry (1978 : 421) incluent de nombreuses séries dentaires dont certaines appartiennent sans doute à *P. angusticornis*, telle MNK II 136 (P_2-P_4 = 21,5 ; M_1-M_3 = 69,3). La rangée des prémolaires est donc extrêmement courte, et déjà chez *P. altidens* du bed I, les prémolaires sont plus réduites (Gentry et Gentry, 1978, fig. 22) que chez *P. ambiguus* qui a donc conservé, malgré son âge relativement récent, une dentition plus primitive que celles des formes est-africaines. Même chez *P. braini* du Plio-Pléistocène d'Afrique du Sud, dont la P_2 est constante, les prémolaires sont relativement plus courtes (longueurs des segments dentaires du paratype, selon Vrba : P_2-P_4 = 26 ; M_1-M_3 = 68,5) que celles de Ternifine. Les chevilles de *P. braini* ressemblent un peu à celles de *P. ambiguus*, mais elles sont beaucoup plus comprimées transversalement, presque dépourvues d'épaississement basal, leur courbure est moins forte, plus régulière, les bourrelets sont plus nets (Vrba, 1977, fig. 3-4). *P. braini* ressemble à *P. altidens* et les caractères qui l'en distinguent (grande taille et compression transversale des chevilles) le rapprochent en revanche de *P. angusticornis* (qui succède à *P. altidens* à Olduvai). Cela inciterait à douter de l'âge pliocène fréquemment attribué aux membres 2 et 3 de Makapan, si *P. braini* ne possédait pas toujours des chevilles simples, encore presque complètement dépourvues de l'épaississement basal constant chez les autres *Parmularius*.

Par son métacarpe un peu plus court que le métatarse, *P. ambiguus* est très semblable à *P. altidens*, mais plus primitif que *Alcelaphus*, dont le métacarpe s'est allongé jusqu'à

PLANCHE III

1. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). N° 1955-13-47. Cheville et frontal gauches. Vue externe. × 1/2.
2. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). Massacre. Vue antérieure. × 1/2.
3. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). N° 1956-12-28. Cheville gauche et frontaux. Vue postérieure. × 1/2.

dépasser en longueur le métatarse (Gentry et Gentry, 1978 : 376). Les os des membres (et les dentitions) sont de même taille que ceux de *P. altidens*, bien que les cornes soient beaucoup plus massives.

Relations phylogéniques

Les caractères primitifs de *P. ambiguus* (prémolaires longues, et probablement courbure des chevilles) empêchent apparemment de rechercher son ancêtre parmi les formes d'Olduvai, toutes plus évoluées sous ces rapports. Les ressemblances entre *P. ambiguus* et *P. angusticornis* ne peuvent s'expliquer que par parallélisme à partir d'une forme peut-être voisine des plus anciens *P. altidens*, ou du *Parmularius* de Laetoli, l'ancêtre de l'espèce de Ternifine ayant quitté l'Afrique de l'Est dès le début du Pléistocène, au plus tard.

A cette époque, les seules pièces du Maghreb évoquant *Parmularius* proviennent de l'Aïn Boucherit et ont été décrites par Arambourg (1979) sous les noms de *Redunca eulmensis* et *Damaliscus cuiculi*. L'holotype de cette dernière espèce est une cheville dépourvue de son pédicule, plutôt petite, bien courbée vers l'arrière (surtout sa moitié distale) peu comprimée transversalement et portant quelques bourrelets transversaux. *Damaliscus* ? *cuiculi* pourrait constituer un ancêtre de *P. ambiguus*, mais l'absence d'informations sur sa morphologie crânienne rend vaine toute hypothèse concernant les relations phylétiques de cette espèce. L'inclusion du type de *D.* ? *cuiculi* par Vrba (1977) dans son *P. braini* me semble, pour la même raison, téméraire, surtout si on tient compte de la grande distance qui les sépare.

L'holotype (et unique spécimen) de *Redunca eulmensis* est aussi une cheville dont le pédicule est creusé d'un unique et vaste sinus. Cela montre que cette corne ne peut appartenir au genre *Redunca* (cf. Gentry et Gentry, 1978 : 338). Elle a probablement été mal orientée par Arambourg ; si on suppose que la pointe se recourbe vers l'arrière (et non vers l'avant), elle devient très semblable à celles de *P. altidens*. *Parmularius* ? *eulmensis* n'annonce cependant guère *P. ambiguus* : la faible courbure est limitée à la moitié distale, et semble plutôt en voie de disparition. Le matériel nord-africain est de toute façon trop fragmentaire pour qu'on puisse en tirer une phylogénie. De plus, tous les Alcelaphini connus au Maghreb après le niveau de Ternifine sont sans rapport avec *Parmularius*, mais appartiennent, outre *Connochaetes*, aux genres *Rabaticeras* et *Alcelaphus*, complètement absents à Ternifine.

Genre **CONNOCHAETES** Lichstenstein, 1814

1850 *Gorgon* Gray.

Espèce-type : *Connochaetes gnou* (Zimmermann, 1780).

Diagnose générique : Gentry et Gentry, 1978 : 364.

Connochaetes taurinus (Burchell, 1823)

Diagnose : Gentry et Gentry, 1978 : 368.

Connochaetes taurinus prognu Pomel, 1894

1894 *Connochoetes prognu* Pomel : 9 (non pl. III, fig. 3-4).
1965 *Gorgon olduvaiensis* Leakey : 45.
1978 *Connochaetes taurinus olduvaiensis* (Leakey) — Gentry et Gentry : 368.

Lectotype : la partie basale d'une corne droite, figurée par Pomel en 1894, pl. III, fig. 1-2 ; le fragment de cheville de sa pl. III, fig. 3-4 n'appartient pas, en réalité, à *Connochaetes*, mais à *Parmularius*. Le lectotype apparaît comme gauche sur les figures qui sont toutes inversées. Je n'ai pas retrouvé ce spécimen à l'Institut de Paléontologie du MNHNP, mais la désignation d'un néotype ne se justifierait pas (art. 75a du Code International de Nomenclature Zoologique).

Diagnose : Gentry et Gentry, 1978 : 368, pour *C. t. olduvaiensis* : « An extinct subspecies differing from living *C. taurinus* in the horn cores being inserted at a slightly less posterior level and passing less downwards as they emerge from the skull ». On pourrait ajouter que la taille de *C. t. prognu* est supérieure à celle de l'actuel *C. taurinus*, mais si cette différence est très nette à Ternifine, elle ne l'est peut-être pas dans le bed II d'Olduvai.

Malheureusement, les restes osseux crâniens de cette sous-espèce assez abondante se limitent presque exclusivement à des chevilles qui n'apportent guère d'informations nouvelles. Ternifine offre cependant l'intérêt de permettre d'associer avec certitude les cornes, les dents et les os des membres, ce qui n'est pas le cas d'Olduvai, gisement-type de *C. t.* « *olduvaiensis* ».

Description

Le spécimen crânien le moins fragmentaire est un frontal portant encore la cheville gauche presque complète (pl. IV, 1). La gracilité de celle-ci incite à rapporter ce spécimen à une femelle. La cheville se dirige d'abord vers l'extérieur et un peu vers l'arrière, puis se recourbe vers l'avant et le haut. Elle est peu comprimée dorso-ventralement, mais d'autres pièces, appartenant probablement à des mâles, le sont davantage, cette compression atteignant son maximum à quelques centimètres de la base. Comme l'ont noté Gentry et Gentry (1978), chez *C. t.* « *olduvaiensis* », la cheville part moins vers le bas, en vue occipitale, que dans la forme actuelle ; cela est également visible sur le lectotype (Pomel, 1894, pl. III, fig. 2). La face supérieure de la base des cornes mâles est souvent rugueuse, et on devine parfois un vestige de la crête oblique bien marquée sur les chevilles de gnous plus anciens (Gentry et Gentry, 1978 : 366, sur *Connochaetes* sp., n° HWK EE II 2315 de la base du bed II d'Olduvai ; Arambourg, 1979, pl. 55, fig. 1a, sur « *Oreonagor tournoueri* » de l'Aïn Boucherit).

Dimensions

Frontal : largeur postorbitaire = 2 × # 75 ; DAP × DDV de la cheville à 5 cm de la base = 53 × 43.
Chevilles isolées (DAP × DDV à 5 cm de la base) : 1955-13-355 : 68 × 36,5 (pl. IV, 3) ; 1956-12-48 : 75 × 38 ; 1931-8-25 : 67 × 34,5 ; 1956-12-47 : 70 × 42 ; sans n° : 62 × 35.

La dentition inférieure est représentée par quelques mandibules et de nombreuses dents isolées. Les dimensions des séries dentaires sont assez homogènes, et nettement

supérieures à celles du *C. taurinus* actuel. La P_2 est toujours absente, la P_3 n'est qu'incomplètement molarisée (paraconide séparé du métaconide), mais la P_4 l'est toujours. Toutes les dents sont très hautes.

Dimensions : 1955-13-894 (pl. IV, 2) : P_3-M_3 = env. 127 ; M_1-M_3 = env. 95 ; hauteur de la mandibule sous M_3 = 60 + ; en avant de P_3 = 32 ; distance de P_3 au trou symphysaire : 82. — 1955-13-358 : P_3-M_3 = env. 125 ; M_1-M_3 = 93. — 1956-12-127 (très usée) : P_3-M_3 = env. 102,5. — 1956-12-29 (très usée) : P_3-M_3 = env. 116. 1955-13-282 (modérément usée) : P_3-M_3 = env. 115. — Longueur à mi-hauteur des M_3 complètes : N = 25 ; L min. = 37 ; L max. = 42 ; L moy. = 39,2 ; σ = 1,71. Une M_3 fraîche mesure : L = 37 ; H = 65. — Dimensions de deux P_4 isolées : L max. = 18 (H = 35+) et L max. = 20 (H = 40+).

Ces dimensions sont très supérieures à celles de l'autre Alcelaphini de Ternifine (v. p. 66), et toutes les dents, même isolées, ainsi d'ailleurs que la plupart des os du squelette, peuvent facilement être déterminés spécifiquement.

Aucun fragment de maxillaire n'est conservé. Toutes les molaires supérieures portent un crochet mésial dans le premier lobe, et un crochet distal dans le deuxième, mais ceux situés de part et d'autre de l'îlot central sont faibles ou absents.

Squelette

La plupart des os des membres sont rares ; ils sont un peu plus grands que ceux de l'actuel *C. taurinus*, mais (au moins les métapodes) de proportions semblables.

Dimensions

Humérus : sans n° : L = 285 ; DT mini. = 40,5 ; DT dist. = 68. — 1954-7-306 : DT dist. = 67,5.

Métacarpe (dimensions extrêmes ; entre parenthèses : moyennes) : 6 spécimens complets : L = 247-256 (251) ; DT prox. = 47,5-53 (51) ; DT mil. = 26,5-32 (29,5) ; DT dist. = 51-59 (54,5).

Tibia : 1954-7-119 : DT dist. = 64 ; sans n° : DT dist. = 58. La détermination de ces deux fragments est incertaine.

Astragale : Deux spécimens (1954-7-1049 et sans n°) sont très semblables, sauf par leurs dimensions (respectivement : H int. = 57 et 56 ; DT dist. = 38 et 39,5), aux astragales de *Parmularius* et appartiennent certainement à *Connochaetes*. La différence de hauteur entre les deux lèvres de la trochlée proximale est peu marquée. La détermination de quelques autres pièces mal conservées, où elle l'est davantage, est incertaine.

Métatarse

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
1954-7-156	262	—	24	47,5
1955-13-145	267	46	26,5	54
1955-13-503	291	—	27	53
1955-13-833	268	46	27,5	52
1956-12-1	267	45	26	51

Les dimensions du métatarse figuré par Pomel (1894, pl. III, fig. 6-7) sont très semblables aux précédentes.

PLANCHE IV

1. — *Connochaetes taurinus prognu* Pomel. Fragment de crâne et cheville gauche : a, vue postérieure ; b, vue inférieure. × 1/3.
2. — *Connochaetes taurinus prognu* Pomel. N° 1955-13-894. Série dentaire gauche. × 4/5.
3. — *Connochaetes taurinus prognu* Pomel. N° 1955-13-355. Cheville droite : a, vue supérieure ; b, vue postérieure. × 2/5.

Comparaisons

C. t. prognu ne peut être distingué de *C. t. olduvaiensis*, dont le type provient de la limite entre les beds III et IV d'Olduvai (Gentry et Gentry, 1978 : 368), d'âge très proche de celui de Ternifine. Comme l'ont suggéré ces auteurs, ces deux noms sont certainement synonymes, celui créé par Pomel ayant priorité.

H. Thomas (1977) a proposé de distinguer à titre spécifique le gnou nord-africain en raison de la forme haute et étroite d'un occipital du Pléistocène supérieur du Maroc, décrit par Arambourg en 1938. Rien n'indique cependant que cet arrière-crâne, d'ailleurs mal conservé, appartienne à la même espèce que le gnou de Ternifine. Les seuls autres sites nord-africains où la présence de *C. t. prognu* soit certaine sont les carrières Thomas au Maroc (Geraads, Bériro et Roche, 1980 ; Geraads, *sous presse*), mais il est probable que cette sous-espèce était en fait très répandue.

De l'Aïn Hanech, Arambourg (1979) a décrit *Gorgon ? mediterraneus*, espèce qui n'est représentée que par des dents et os des membres assez longs et graciles. Il s'agit peut-être effectivement d'un gnou, mais *Gorgon ? mediterraneus* pourrait au contraire être identique à *Numidocapra crassicornis*, espèce qui n'est connue qu'à l'Aïn Hanech (Arambourg, 1979, pl. 38, fig. 4). La très forte flexure du frontal, l'allure des cornes et le très grand développement d'un sinus dans le pédicule d'un spécimen non mentionné par Arambourg (n° 1949-2-102) montrent que *Numidocapra* est peut-être, non un Caprinae, mais un Alcelaphini. Remarquons que l'Aïn Hanech n'a livré ni corne de *Connochaetes* (= *Gorgon*), ni dent de Caprinae.

Connochaetes est inconnu dans les gisements plus anciens d'Afrique du Nord, où ses précurseurs ont des chevilles moins éloignées de l'orbite et moins divergentes (p. ex. Arambourg, 1979, pl. 55, fig. 1).

Sous-famille des Antilopinae

Tribu des Antilopini

Genre **GAZELLA** de Blainville, 1816

Espèce-type : *Gazella dorcas* (L.).

Diagnose générique : Gentry et Gentry, 1978 : 436.

Ce genre, peut-être le Bovidé dont l'étude est la plus délicate, est très diversifié dans le Quaternaire nord-africain. Le nombre d'espèces valides décrites approche la dizaine, et il est fort possible que ce chiffre soit très inférieur à la réalité. Les difficultés viennent de l'absence presque totale de caractères dentaires utilisables, de la rareté des crânes et de la faible variabilité des chevilles. Les critères distinctifs qu'on peut mettre en évidence sur ces dernières (taille, courbures, inclinaison, forme de la section, position par rapport à l'orbite) ont, de plus, probablement tous pu être acquis dans des lignées différentes et l'utilisation de méthodes cladistiques dans l'établissement de phylogénies est actuellement impossible.

Des trois espèces présentes à Ternifine, deux sont très rares, mais la troisième, nouvelle, est très abondante.

Gazella dracula n. sp.

Holotype : un massacre avec les deux chevilles, auxquelles ne manquent que les derniers millimètres des pointes ; n° 1955-13-352 dans les collections de l'Institut de Paléontologie, MNHNP (pl. V, 1).

Localité-type : Ternifine.

Derivatio nominis : les chevilles de cette espèce évoquent les « canines » du célèbre vampire.

Diagnose : Gazelle de taille moyenne. Chevilles mâles longues et grêles, très éloignées de l'orbite, fortement inclinées vers l'arrière, mais très peu ou pas du tout courbées, presque parallèles sur toute leur longueur. Section, à grand axe un peu oblique vers l'avant et l'intérieur, peu comprimée à la base mais fortement vers la pointe. Face externe très peu ou pas du tout aplatie. Frontal peu courbé, fossette postcornuale bien marquée. Chevilles femelles beaucoup plus petites et de section presque ronde. Dents grandes par rapport aux cornes.

Dimensions

Massacres

	1955-13-352 (holotype)	1954-7-137 (pl. V, 2)
L chevilles	180	≠ 150
DAP × DT (base)	29 × 22	27,5 × 21
Distance à l'orbite	25	25
Écartement des chevilles :		
entre leurs bords internes	27	19
entre leurs bords externes	72	64

Sur 1954-7-137, la distance minimale entre les lignes temporales est de : 2 × 15,5.

Chevilles complètes ou presque complètes (longueur approximative, DAP × DT à la base)

1955-13-1074 : 150, 27 × 20 ; sans n° : 170, 30 × 22
1955-13-647 : 180, 29 × 21,5 ; sans n° : 155, 27 × 20
1954-7-134 : 155, 27 × 21 ; sans n° : 140, 27,5 × 18,5

Chevilles incomplètes (DAP × DT à la base)

1955-13-875 : 28 × 20,5 ; sans n° : 28 × 21 ; sans n° : 27,5 × 20
1955-13-58 : 29 × 22,5 ; sans n° : 28 × 21 ; sans n° : 26,5 × 21,5
1954-7-858 : — × 20 ; sans n° : 29 × 20 ; sans n° : 26,5 × 21,5
1925-2-30 : 28,5 × 22,5 ; sans n° : 29 × 24 ; sans n° : 31,5 × 24
1925-2-29 : 29,5 × 22 ; sans n° : 29 × 20 ; sans n° : 28,5 × 21,5
1931-8-19 : 30,5 × 23,5 ; sans n° : 29 × 23,5 ; sans n° : 26,5 × 19
1956-12-25 : 27 × 18 ; sans n° : 26 × 18,5 ; sans n° : 28 × 21,5

Chevilles femelles

1955-13-1019 : 17 × 15,5, L = 95.
1955-13-269 : 18,5 × 16
sans n° : 20 × 17,5

Description

La morphologie de toutes les chevilles mâles est très homogène. La courbure vers l'arrière est toujours très faible, souvent complètement absente, avec parfois même peut-être tendance à une faible courbure vers l'avant (1954-7-858). La cheville la plus courbée (1925-2-29) est aussi la plus proche de l'orbite. N'ayant pas été recueillie par Arambourg, sa provenance exacte est incertaine, et il n'est pas impossible qu'elle ait appartenu à une population, sinon une sous-espèce, particulière, d'âge différent.

L'inclinaison vers l'arrière, toujours forte, bien visible sur le massacre 1954-7-137 (pl. V, 2), qui comprend une partie des pariétaux, est parfois extrêmement marquée, comme sur 1955-13-647, où le bord antérieur de la corne est presque parallèle à la partie antérieure de la suture métopique. En vue frontale, les cornes sont presque parallèles à la base, et le restent le plus souvent sur toute leur longueur mais, sur certains spécimens, les pointes divergent très légèrement. L'impression générale est néanmoins toujours de deux droites parallèles. Un autre caractère constant, à l'exception du spécimen 1925-2-29 déjà mentionné, est la grande distance de la base de la cheville (limite pédicule-étui corné) à l'orbite, probablement en relation avec (mais non directement due à) l'inclinaison vers l'arrière. Il existe toujours un pédicule bien individualisé du frontal, à bords sensiblement parallèles.

Les chevilles sont modérément comprimées à la base (rapport DT/DAP = environ 3/4) et, caractère rare chez les gazelles modernes, peu ou pas du tout aplaties sur la face externe. La section à la base est en général presque symétrique, avec un grand axe un peu oblique vers l'avant et l'intérieur, et une dimension transversale maximale se situant vers la mi-longueur de celui-ci : dans quelques cas seulement elle se situe vers l'arrière, comme chez la plupart des gazelles. Compression et aplatissement s'accentuent cependant fortement vers la pointe, qui prend la forme d'une lame.

Le trou sus-orbitaire, rarement préservé, s'ouvre au fond d'une profonde dépression triangulaire, dont le bord latéral est à peu près parasagittal. La fossette postcornuale est bien marquée, longue et étroite. Le frontal est peu courbé le long de la suture sagittale, et souvent assez épais, cette suture étant, de plus, souvent surélevée entre les cornes, et bordée de deux dépressions juste en avant des pariétaux.

Le reste du crâne, et en particulier les régions basilaire et occipitale, est inconnu.

Les chevilles femelles (trois spécimens) sont beaucoup plus courtes, rectilignes, et de section presque circulaire, avec un léger aplatissement de la face postéro-médiale. Elles se distinguent immédiatement des chevilles mâles, mais difficilement des chevilles femelles d'autres espèces, en particulier celles également présentes à Ternifine (*Gazella* cf. *atlantica* et *Gazella* sp. B). Les cornes des femelles sont toujours moins caractéristiques que celles des mâles, et n'apportent de toute façon guère d'informations supplémentaires. Selon Arambourg (1957), les femelles de *G. atlantica* ont des chevilles courbées vers l'arrière (ce qui n'est pas le cas ici), mais par ailleurs très semblables (taille, section) à nos trois

spécimens. Les chevilles femelles de *Gazella* sp. B sont inconnues. Vu les nombres respectifs de chevilles mâles de chaque espèce à Ternifine, il est évidemment beaucoup plus probable que ces trois spécimens appartiennent à *G. dracula*.

Dentition

Le gisement de Ternifine a livré de nombreuses dents isolées de gazelles ainsi que deux séries dentaires, inférieure et supérieure. Les dimensions de ces dents sont homogènes, et le critère de taille ne permet pas mieux que la morphologie de distinguer deux ou trois groupes, comme aurait pu le laisser espérer la présence de trois espèces de gazelles dont les chevilles diffèrent nettement par leurs dimensions et leur robustesse. La majorité, sinon la totalité, des restes dentaires appartient certainement, en raison de l'abondance des chevilles de cette espèce, à *G. dracula*. Les dents et séries dentaires sont aussi longues que celles de *G. atlantica* ou *G. cuvieri*, alors que les chevilles sont plutôt petites.

Dimensions

Longueurs des segments dentaires : 1956-12-248 : P_2-M_3 = 67,6 ; P_2-P_4 = 23,2 ; M_1-M_3 = 44,2. Sans n° : P^2-M^3 # 63,5 ; M^1-M^3 = 41,3.

Une M^3 isolée mesure : L = 16,4 ; larg. = 11,2 ; H = *22*. Les longueurs de 24 M_3 s'échelonnent de 17,3 à 21,7 mm, avec une distribution assez régulière ; plus de la moitié des spécimens mesurent de 19 à 20 mm. Étant donné les incertitudes concernant l'homogénéité spécifique de ces M_3, tout calcul de paramètre statistique serait évidemment sans signification.

Squelette

Les os des membres de gazelles sont très peu nombreux. Ils se limitent à : une extrémité proximale de métatarse (DT = 22,4), une extrémité distale de métatarse (n° 1925-2-5, DT dist. = 23,9, DT de la diaphyse = 13,5), et 6 astragales :

Dimensions

	H int.	DT dist.		H int.	DT dist.
1954-7-186	27,6	18	1955-13-1142	29,2	18,1
1955-13-533	28,2	18	1956-12-97	26,5	17,6
1955-13-1201	30,6	18,1	sans n°	27,6	17,7

Comparaisons

Les chevilles grêles et rectilignes de *G. dracula* distinguent immédiatement cette espèce des gazelles actuelles d'Afrique du Nord *G. dama* ou *G. dorcas*, ainsi que des fossiles *G. atlantica* ou *G. tingitana*, toutes à cornes fortement courbées vers l'arrière (Arambourg, 1957). D'autres espèces pléistocènes et actuelles présentent en revanche quelques simi-

litudes avec la gazelle de Ternifine. Il s'agit de *G.* « *setifensis* » de la base du Pléistocène de l'Aïn Boucherit, *G. pomeli* du Pléistocène inférieur de l'Aïn Hanech, et des actuelles *G. cuvieri*, *G. rufina*, *G. leptoceros* et *G. thomsoni*.

G. cuvieri, dont Arambourg avait rapproché en 1957 la gazelle de Ternifine, est plus grande que celle-ci, l'implantation de ses cornes est plus verticale ; celles-ci sont plus longues, plus courbées, plus massives, plus divergentes, leur section à la base est plus comprimée, plus aplatie, son grand axe est plus oblique par rapport au plan sagittal, le frontal n'est pas déprimé en avant des pariétaux, le bord latéral du trou sus-orbitaire est oblique vers l'extérieur. Les ressemblances entre *G. cuvieri* et *G. dracula* ne sont que très superficielles, et ces deux espèces ne sont pas particulièrement voisines.

Chez *G. rufina*, espèce peut-être éteinte et rarissime dans les collections, les cornes sont plus grosses, un peu divergentes, moins inclinées vers l'arrière, mais nettement plus courbées, et leur section est plus comprimée (rapport DT/DAP : env. 2/3) et aplatie sur la face externe. Ces caractères suffisent à distinguer complètement cette espèce de *G. dracula*.

G. leptoceros est peut-être l'espèce actuelle la plus voisine de *G. dracula*. Ses cornes sont en effet peu ou très peu courbées, et le degré de compression transversale est le même. Le frontal est cependant moins convexe, plus étroit, les cornes sont plus proches l'une de l'autre, un peu plus divergentes, moins inclinées vers l'arrière, plus proches de l'orbite, leur face latérale est plus aplatie. *G. leptoceros* est aussi en général plus petite que *G. dracula*. Compte tenu de la relative uniformité des cornes de gazelles, il me semble que toutes ces différences, en particulier celles qui indiquent un état plus évolué chez *G. dracula* (taille supérieure, frontal plus courbé, cornes encore moins courbées en moyenne, parallèles, plus inclinées vers l'arrière et plus éloignées de l'orbite) suffisent largement pour justifier une distinction spécifique.

G. thomsoni, espèce actuelle d'Afrique de l'Est, évoque au premier abord *G. dracula* par ses longues chevilles grêles, mais cette espèce est nettement plus grande, ses chevilles sont plus courbées et surtout beaucoup plus comprimées et plus aplaties (rapport DT/DAP inférieur à 2/3).

G. pomeli Arambourg, 1979, de l'Aïn Hanech, diffère de *G. dracula* par ses cornes plus courbées, plus massives, très peu comprimées (rapport DT/DAP : environ 5/6) et la très forte courbure du frontal. Tous ces caractères évoquent *G. atlantica* et ces deux espèces sont probablement voisines, sinon directement liées, mais certainement sans rapport avec *G. dracula*, malgré la proximité géographique et chronologique des gisements de l'Aïn Hanech et de Ternifine.

Le type de *G. setifensis* (Pomel, 1894) est une base de cheville droite de grande taille, bien comprimée et aplatie extérieurement (à la base 37,5 × 26,5). Ce spécimen ne peut être distingué de *G. rufina*, mais trop peu de caractères sont visibles pour qu'on puisse attribuer avec certitude à *G. setifensis* aucun autre spécimen.

Arambourg (1979) a cependant regroupé sous ce dernier nom toutes les gazelles de l'Aïn Boucherit, de même âge, selon lui, que le type de cette espèce ; cette contemporanéité n'est cependant pas démontrée. La diversité morphologique et dimensionnelle des chevilles de l'Aïn Boucherit contraste avec l'homogénéité qu'on observe par exemple chez *G. pomeli* à l'Aïn Hanech ou *G. dracula* à Ternifine. Toutes les chevilles sont plus petites que le type de *G. setifensis* (la plus petite cheville mâle ne mesure que 26 × 19,5 à la base) ; certaines

PLANCHE V

1. — *Gazella dracula* n. sp. N° 1955-13-352 (holotype). Massacre. a : vue externe de la cheville gauche ; b : vue antérieure. × 1/2.
2. — *Gazella dracula* n. sp. N° 1954-7-137. Massacre. Vue externe. × 1/2.
3. — *Gazella* sp. A (*Gazella* cf. *atlantica* Bourg.). N° 1954-7-162. Cheville gauche : a, vue antérieure ; b, vue externe. × 1/2.
4. — *Gazella* sp. B. N° 1954-7-282. Arrière-crâne et chevilles. Vue externe. × 1/2.

(celles figurées par Arambourg) sont bien courbées, la plupart le sont à peine plus que celles de *G. dracula* ; certaines sont plus comprimées que le type, d'autres beaucoup moins, et avec leur petite taille, leur faible courbure, leur extrémité aplatie en lame, elles sont presque identiques à celles de *G. dracula*, mais leur base est toujours plus proche de l'orbite (pédicule court). Il est impossible d'inclure ces cornes dans *G. setifensis* (Pomel), mais il serait hasardeux, compte tenu de l'insuffisance des matériaux et des âges des gisements, de les rattacher à *G. dracula*.

Il est difficile de dire si les gazelles de l'Aïn Boucherit appartiennent à une seule espèce très variable ou à plusieurs ; des différences dans le mode de fossilisation des divers spécimens suggèrent aussi que tous ne sont pas rigoureusement contemporains, mais ces différences ne paraissent pas être en rapport avec la morphologie.

Il semble possible de trouver, parmi les gazelles de l'Aïn Boucherit, les ancêtres de nombreuses espèces du Pléistocène nord-africain ; il ne s'agit peut-être que d'une illusion due au manque d'informations sur la morphologie crânienne de plusieurs d'entre elles, mais il serait surprenant que ne s'y trouve pas au moins l'ancêtre de *G. dracula*.

Gazella sp. A

(*Gazella* cf. *atlantica* Bourguignat, 1870)

Je rattache à cette espèce une cheville gauche avec un fragment du frontal, n° 1954-7-162 (pl. V, 3), et avec doute un deuxième spécimen, n° 1954-7-120.

Dimensions : 1954-7-162 : L env. 180 ; DAP × DT base : 38,5 × 31. — 1954-7-120 : DAP × DT base : 35 × 29.

Le n° 1954-7-162 se distingue de *G. dracula* et de *Gazella* sp. B (v. p. 81), comme de toutes les gazelles du Pléistocène nord-africain à l'exception de *G. atlantica* du Pléistocène moyen et supérieur, par l'éloignement de la cheville du plan sagittal et sa forte divergence par rapport à celui-ci. Trois autres importantes ressemblances avec l'espèce de Bourguignat sont la faible compression transversale (rapport DT/DAP env. 4/5), la forte convexité de la face interne, et la nette courbure plutôt brutale vers l'arrière. Cette cheville ne présente cependant pas la coudure vers la mi-longueur ni le parallélisme des faces latérale et médiale de la partie basale qu'on observe dans les spécimens les plus typiques de cette espèce (p. ex. Arambourg, 1957, fig. 1) ; sa taille est aussi plus grande que celle de la majorité des chevilles du Pléistocène supérieur, mais ces différences sont faibles.

La cheville 1954-7-120 diffère de la précédente par sa taille un peu inférieure, son éloignement moindre du plan sagittal, ses plus faibles divergence et courbure vers l'arrière. Tous ces caractères sont des ressemblances avec *G. pomeli* de l'Aïn Hanech, dont ce spécimen est à peine distinguable ; le frontal est moins courbé que sur le type, mais cette flexure est peut-être moins marquée sur d'autres spécimens de l'Aïn Hanech.

La détermination spécifique de ces deux chevilles est incertaine. Les attribuer à deux espèces différentes conduirait à admettre la coexistence, peu probable quoique non invraisemblable, de 4 espèces de gazelles à Ternifine. Il semble préférable de les considérer comme co-spécifiques, leurs particularités n'affectant pas leurs caractéristiques principales.

Seule, cependant, une des deux chevilles entrerait peut-être dans les limites de variation de *G. pomeli*, espèce très homogène, dont la caractérisation souffrirait beaucoup de l'inclusion de 1954-7-162 ; un rattachement à *G. atlantica* ne serait pas entièrement satisfaisant non plus. Peut-être s'agit-il d'une forme de passage entre ces deux espèces, dans la mesure où elles sont bien phylétiquement liées.

Gazella sp. B

1957 *Gazella rufina* O. Thomas — Arambourg : 68.

Un arrière-crâne avec les chevilles incomplètes, n° 1954-7-282, mentionné par Arambourg (1957 : 68), ainsi qu'un fragment de cheville, n° 1955-13-267, n'appartiennent manifestement ni à *G. dracula*, ni à une forme voisine de *G. atlantica*.

Dimensions (1954-7-282 ; pl. V, 4) : DAP × DT des chevilles à la base : 41 × 28,5 ; largeur entre leurs bords externes : 81 ; largeur entre leurs bords internes : 25. Distance de la corne à l'orbite : # 20. Largeur de la boîte crânienne : 66,5. Largeur bicondylienne : 49. Distance entre le basion et la suture sagittale entre les trous sus-orbitaires : 108.

Les chevilles se distinguent immédiatement de celles de *G. dracula* par leur taille très supérieure, par leur courbure nette (quoique modérée) vers l'arrière et leur faible inclinaison, leur légère divergence, leur forte compression (rapport DT/DAP env. 2/3), l'aplatissement de leur face externe, leur proximité à l'orbite. Le frontal est aussi plus courbé.

Ce spécimen a été attribué par Arambourg à *G. rufina*, espèce actuelle ou récemment éteinte d'Afrique du Nord, très rare dans les collections, et dont je n'ai pu examiner que le type (conservé au BM(NH), Zoology Department, n° 94.6.4.1), un spécimen au laboratoire de Mammalogie du MNHNP (n° 1975-118), ainsi que les figures de *G. pallaryi* (Pomel, 1894).

Gazella sp. B ressemble à *G. rufina* par la faible courbure de ses chevilles, leur faible divergence, la forme de leur section, leur degré de compression transversale, mais la gazelle de Ternifine est plus grande, le frontal est plus courbé, les chevilles sont plus massives et plus redressées, la fossette postcornuale est petite et peu profonde, les tubérosités antérieures du basioccipital sont moins écartées ; surtout, l'angulation entre les faces supérieure et occipitale du crâne est beaucoup moins obtuse, moins arrondie (cette région n'est pas conservée sur le type de *G. rufina*, mais elle n'était certainement pas construite comme sur l'arrière-crâne de Ternifine). La forme de l'arrière-crâne suffit à distinguer complètement *Gazella* sp. B de *G. rufina*.

Comparées à celles de *G. cuvieri*, les cornes de *Gazella* sp. B sont implantées plus verticalement, elles sont moins divergentes, leur section est plus asymétrique, le grand axe de celle-ci moins oblique par rapport au plan sagittal. Le frontal est plus courbé, la région basioccipitale est relativement plus courte, le basioccipital plus incliné par rapport au basisphénoïde, et ses tubérosités antérieures sont moins écartées. Enfin, le *foramen ovale* est rond, et non ovale comme chez *G. cuvieri*.

Les cornes de *Gazella* sp. B, comme celles de l'actuelle *G. rufina*, sont presque identiques à la corne droite type de *G. setifensis* (Pomel), mais comme il a été indiqué plus haut

(p. 78), ce nom ne peut être appliqué avec certitude qu'au spécimen-type, et doit donc, pratiquement, être abandonné.

Comme *G. dracula*, *Gazella* sp. B pourrait dériver de certains spécimens de l'Aïn Boucherit (*G.* « *setifensis* », *sensu* Arambourg), quoique cette phylogénie implique une cladogenèse sans isolement géographique.

Sous-famille des Caprinae

Tribu des ? Caprini

Caprini ? gen. et sp. indét.

Ce groupe n'est représenté que par une troisième molaire inférieure droite (pl. I, 2) dont le dernier lobe est incomplet. Son pli caprin, ses lobes externes anguleux, sa muraille interne aplatie ne permettent aucun doute quant à son appartenance à la sous-famille des Caprinae, et bien qu'il ne soit pas absolument exclu qu'il s'agisse d'un Ovibovini, on peut rapprocher cette dent des Caprini. Une détermination plus précise est impossible.

Dimensions : L totale estimée = 35 ; larg. = 13,5 ; H estimée de la dent fraîche = *49*.

Cette tribu n'est connue en Afrique du Nord qu'au Pléistocène supérieur (« *Ammotragus* » *lervia* ?) et dans le Pliocène de l'Aïn Brimba, avec *Capra primaeva* Arambourg, 1979. *Numidocapra* de l'Aïn Hanech est en effet probablement un Alcelaphini, et non un Caprinae (v. p. 74). Le ? Caprini de Ternifine est un peu plus grand que « *Capra* » *primaeva*, et son pli caprin est plus fort. Il existe un Caprini (inédit) de la taille de celui de Ternifine à 'Ubeidiya en Israël. Quelques os des membres ont aussi été décrits par Gentry et Gentry, 1978, du bed I d'Olduvai. Toute hypothèse concernant la phylogénie des Caprini africains reposerait cependant sur des bases insuffisantes.

CONCLUSIONS

Les Pecora de Ternifine sont donc les suivants :

Giraffa ? cf. *pomeli* Arambourg
Tragelaphus algericus n. sp.
Bos ? cf. *bubaloides* Arambourg
Oryx cf. *gazella* (L.)
Hippotragus cf. *gigas* Leakey
Kobus ? sp.
Parmularius ambiguus (Pomel)
Connochaetes taurinus prognu Pomel
Gazella dracula n. sp.
Gazella sp. A (*G.* cf. *atlantica* Bourguignat)
Gazella sp. B
Caprini ? gen. et sp. indet.

La faune de Ternifine, avec onze espèces de Bovidés, est celle où cette famille est la mieux représentée dans toute l'Afrique du Nord, et la diversité de ce groupe y est comparable à celle mise en évidence par Gentry et Gentry (1978) à Olduvai (jusqu'à 14 espèces dans les sites les plus riches, SHK II et BK II).

Comparaisons biostratigraphiques

Le gisement le plus intéressant par rapport à celui de Ternifine est l'Aïn Hanech, attribué au Villafranchien supérieur par Arambourg (1979). Les Pecora y sont les suivants : *Libytherium maurusium*, *Giraffa* ? *pomeli*, *Bos* ? *bubaloides*, *Numidocapra crassicornis*, *Gazella pomeli*, *Oryx* cf. *gazella*, Alcelaphini indéterminé (*Connochaetes* ?). Les ressemblances avec ceux de Ternifine se limitent à quelques espèces rares ou d'affinités incertaines (? *Giraffa*, ? *Bos*, *Oryx*, *Connochaetes* ?). Les formes dominantes dans les deux gisements (*Gazella* et probablement tous les Alcelaphini) sont totalement différentes. Il en est de même des Proboscidiens, des Suidés et des Équidés. Les rares formes communes (en particulier *Hippopotamus* et *Ceratotherium*) sont connues dans tout le Pléistocène africain, et n'atténuent guère la netteté de la coupure faunique entre ces deux sites. L'abondance à l'Aïn Hanech du Girafidé « villafranchien » *Libytherium*, absent à Ternifine, montre que ce dernier gisement est le plus récent. Jaeger (1975 *a*) a rattaché l'Aïn Hanech au Pléistocène moyen parce que le gisement ravine le Villafranchien de l'Aïn Boucherit, et est recouvert en concordance par une formation à bifaces archaïques. Mais l'Aïn Boucherit appartient à un Pléistocène très ancien, et les premiers bifaces apparaissent en Afrique de l'Est avant le Pléistocène moyen. L'Aïn Hanech date à mon avis du Pléistocène inférieur, et peut-être même du milieu de cette époque plutôt que de sa partie supérieure.

Au Maroc, certains gisements (carrière de la STIC à Casablanca) sont peut-être contemporains de Ternifine, mais les listes fauniques publiées (Biberson, 1961) sont manifestement très incomplètes, et les déterminations de Bovidés, presque toujours établies à partir de dents isolées, ne peuvent guère être acceptées au-delà du niveau tribal. Il en est d'ailleurs souvent de même dans d'autres groupes et les comparaisons possibles sont de ce fait très limitées. A ces incertitudes s'ajoute l'éloignement géographique, la presque totalité des sites du Pléistocène moyen étant située sur le littoral atlantique (Sidi Abderrahman, carrières Thomas, grès de Rabat, Salé...), les seules exceptions notables étant Tihodaïne (H. Thomas, 1977) dans le Sahara algérien ainsi que Sidi Zin (Vaufrey, 1950) et le lac Karar (Boule, 1900) qui ont livré des faunes hétérogènes. Tous ces gisements sont manifestement plus récents que Ternifine. Aucun ne contient *Parmularius* ni *Gazella dracula* ou une forme voisine ; les Alcelaphini les plus fréquents semblent être *Connochaetes* et *Rabaticeras*. Bien que *Alcephalus* ait été mentionné à de nombreuses reprises, aucun fossile ne vient démontrer l'existence de ce genre avant le Pléistocène supérieur en Afrique du Nord ; la plupart des dentitions qui lui ont été rapportées sont probablement celles de *Rabaticeras*. La gazelle la plus commune, jusqu'au Pléistocène supérieur, est *G. atlantica*, mais des gazelles à chevilles plus comprimées ne sont pas rares.

L'ensemble des Bovidés de Ternifine a un cachet est-africain assez marqué (*Parmularius*, *Oryx* cf. *gazella*, *Hippotragus* cf. *gigas*), mais peu de taxons sont directement comparables. *Connochaetes taurinus prognu* et *Parmularius ambiguus* (voisin de *P. angusticornis*) montrent que Ternifine n'est pas plus ancien que la deuxième moitié du bed II

d'Olduvai, mais pourrait aussi être beaucoup plus récent. Il n'est probablement pas possible d'établir des corrélations biochronologiques précises avec l'Afrique au sud du Sahara. A l'autre extrémité du continent, Cornelia et Elandsfontein (Gentry et Gentry, 1978) sont sans doute d'âge voisin mais, des Bovidés de Ternifine, seul *Hippotragus gigas* se retrouve à Elandsfontein (sur 18 espèces), Cornelia ne renfermant aucun des Bovidés du site algérien. L'origine de ces différences est sans doute surtout géographique.

Indications paléoécologiques

Si on estime les abondances relatives des diverses espèces à partir du nombre de M_3, le classement s'établit de la manière suivante : *Parmularius ambiguus* (62 M_3), *Connochaetes* (48), *Gazella* (32), Hippotragini (9), ? *Kobus* (1), ? Caprini (1), Bovini et *Tragelaphus* (0). Les deux espèces d'Alcelaphini représentent donc plus de 70 % des Bovidés. Les membres de cette tribu vivent en troupeaux souvent immenses dans les savanes plutôt sèches, et un tel milieu convient aussi très bien aux gazelles et aux oryx. Les autres Pecora, qui préfèrent les prairies, les régions buissonneuses ou rocheuses, ne constituent guère plus de 50 % de l'ensemble. Même si on n'exclut pas de ce groupe l'hippotrague dont l'écologie était cependant sans doute voisine de celle d'*Oryx* (v. p. 62), la prédominance des formes indiquant un milieu assez aride reste extrêmement forte. Dans les autres groupes, la plupart des genres parlent d'ailleurs dans le même sens (*Equus*, *Ceratotherium*, *Stylochoerus* : Cooke *in* Cooke et Wilkinson, 1978, *Camelus*) et la savane environnant le site était de toute évidence très peu arborée et assez sèche, même s'il existe des indications (*Ursus* et *Theropithecus*) de l'existence d'un autre type de milieu.

Cette savane ouverte semble présente en Afrique du Nord depuis le début du Pléistocène, avec la même prépondérance de l'ensemble Antilopini + Alcelaphini (*Parantidorcas* et *Gazella* « *setifensis* » + ? *Oreonagor* à l'Aïn Boucherit ; *Gazella pomeli* + *Numidocapra* et peut-être *Connochaetes* à l'Aïn Hanech). En Afrique de l'Est (Olduvai), les conditions sont peu différentes, mais *Antidorcas* remplace presque complètement *Gazella* (Gentry et Gentry, 1978). Le bassin du lac Turkana bénéficiait en revanche d'un climat nettement plus humide, avec prédominance des Reduncini (Gentry, 1976).

Remerciements

Je suis particulièrement reconnaissant à M. R. Hoffstetter, Professeur honoraire à l'Université P. et M. Curie, d'avoir bien voulu me confier l'étude des Pecora de Ternifine. Je remercie également L. Ginsburg et H. Thomas qui ont facilité mes recherches dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum de Paris, A. W. Gentry qui a fait de même pour celles du Department of Palaeontology du British Museum (Natural History) et m'a aimablement autorisé à consulter son manuscrit encore inédit sur les Bovidés de l'Omo, et Y. Coppens, Directeur du laboratoire d'Anthropologie du Muséum et responsable de la RCP 292 du CNRS, grâce auxquels j'ai pu effectuer les missions en relation avec ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARAMBOURG, C., 1932. — Note préliminaire sur une nouvelle grotte à ossements des environs d'Alger. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, Alger, **23** : 154-162.

— 1935. — La grotte de la carrière Anglade à Guyotville (département d'Alger). *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, Alger, **26** : 15-22.

— 1938. — Mammifères fossiles du Maroc. *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, Rabat, **46** : 1-74.

— 1957. — Observations sur les gazelles fossiles du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, Alger, **48** : 49-81.

— 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **10** : 1-126.

— 1979. — Vertébrés Villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). Fondation Singer Polignac, Paris. 141 p., pl. 25-61.

ARAMBOURG, C., M. BOULE, H. VALLOIS et R. VERNEAU, 1934. — Les grottes paléolithiques de Béni Ségoual. *Archs Inst. Paléont. hum.*, Paris, **13** : 1-238.

ARAMBOURG, C., et R. HOFFSTETTER, 1963. — Le gisement de Ternifine. I. Première partie : Historique et Géologie. *Archs Inst. Paléont. hum.*, Paris, **32** : 9-36.

BIBERSON, P., 1961. — Le cadre paléogéographique de la préhistoire du Maroc atlantique. *Publs Serv. Antiq. Maroc*, Rabat, **16** : 1-235.

BOHLIN, B., 1926. — Die Familie Giraffidae. *Palaeont. sin.*, Pékin, C, **4** (1) : 1-178.

BOULE, M., 1900. — Étude paléontologique et archéologique de la station paléolithique du lac Karar (Algérie). *L'Anthropologie*, Paris, **11** : 1-21.

COOKE, H. B. S., et A. F. WILKINSON, 1978. — Suidae. *In* : Evolution of African Mammals. (Eds H. B. S. Cooke et V. J. Maglio), Harvard University Press, Cambridge, p. 435-481.

EISENMANN, V., 1979. — Les chevaux (*Equus* s. l.) fossiles et actuels : étude craniologique et odontologique. Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris, CNRS, n° TD 2486.

GENTRY, A. W., 1967. — *Pelorovis oldowayensis* Reck, an extinct bovid from East Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, Londres, **14** (7) : 245-299.

— 1976. — Bovidae of the Omo group deposits. *In* : Earliest Man and environments in the lake Rudolf Basin. (Eds Y. Coppens, F. C. Howell, G. Ll. Isaac et R. E. F. Leakey), Univ. of Chicago Press, p. 275-292.

— 1978. — Bovidae. *In* : Evolution of african Mammals. (Eds. H. B. S. Cooke et V. J. Maglio), Harvard University Press, Cambridge, p. 540-572.

GENTRY, A. W., et A. GENTRY, 1978. — Fossil Bovidae (Mammalia) of Olduvai Gorge, Tanzania. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, Londres, **29** (4) : 286-446 ; **30** (1) : 1-83.

GERAADS, D., 1981. — La faune des gisements de Melka Kunturé (Éthiopie) : Artiodactyles, Primates. *Abbay*, Paris, (1979), **10** : 21-49.

— *Sous presse*. — La faune des sites à *Homo erectus* des carrières Thomas (Casablanca, Maroc). *Quaternaria*, Rome.

GERAADS, D., P. BERIRO et H. ROCHE, 1980. — La faune et l'industrie des sites à *Homo erectus* des carrières Thomas (Maroc). Précisions sur l'âge de ces Hominidés. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*. D, **291** : 195-198.

HAMILTON, W. R., 1978. — Fossil Giraffes from the Miocene of Africa, and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, B, **283** (996) : 165-229.

HARRIS, J. M., 1976. — Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya. *Fossil Vert. Afr.* (Eds R. J. G. Savage et S. C. Coryndon), London, **4** : 283-332.

HOROWITZ, A., G. SIEDNER et O. BAR-YOSEF, 1973. — Radiometric dating of the 'Ubeidiya formation, Jordan Valley, Israel. *Nature*, London, **242** : 186-187.

JAEGER, J. J., 1975. — Évolution des Rongeurs du Miocène à l'actuel en Afrique nord-occidentale. Thèse USTL, Montpellier, CNRS, nº AO 11.538.

— 1975 *a*. — Les faunes de Mammifères et les Hominidés fossiles du Pléistocène moyen du Maghreb. *In* : Étude de certains milieux du Maroc et de leur évolution récente. Trav. de la RCP 249, CNRS, **3** : 265-290.

JOLEAUD, L., 1918. — Études de géographie zoologique sur la Berbérie. III : Les Hippotraginés. *Bull. trimest. Soc. Géogr. Archéol. Oran*, **38** : 57-86.

LEAKEY, L. S. B., 1965. — Olduvai Gorge 1951-1961. I : Fauna and background. Cambridge University Press : 118 p., 97 pl.

MAGLIO, V. J., 1973. — Origin and evolution of the Elephantidae. *Trans. Am. Phil. Soc.*, Philadelphie, n.s., **63** (3) : 1-149.

POMEL, A., 1878. — Ossements d'éléphants et d'hippopotames découverts dans une station préhistorique de la plaine d'Eghis (Province d Oran). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, **3** (7) : 44-51.

— 1893-1897. — Monographies des Vertébrés fossiles de l'Algérie. *Publs Serv. Carte géol. Algér.*, Paléont., Monogr., Alger, fasc. 3-15.

SCHLOSSER, M., 1903. — Die fossile Saugetiere Chinas. *Abh. bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl.*, Munich, **22** (1) : 1-220.

SINGER, R., et E. L. BONE, 1960. — Modern Giraffes and the fossil Giraffids of Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, Le Cap, **45** : 375-548.

THOMAS, H., 1977. — Géologie et paléontologie du gisement acheuléen de l'erg Tihodaïne. *Mém. Centre Rech. Anthrop. Préhist. Ethnogr.*, Alger, **27** : 1-122.

— 1979. — La faune quaternaire d'Algérie. *Archéologia*, Paris, **134** : 61-71.

THOMAS, P., 1884. — Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations d'eau douce de l'Algérie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3e sér., **3** (2) : 1-51.

VAN GELDER, R. G., 1977. — An eland x kudu hybrid, and the contents of the genus *Tragelaphus*. *Lammergeyer*, Pretoria, **23** : 1-6.

VAUFREY, R., 1950. — La faune de Sidi Zin. *Karthago*, Tunis, **1** : 41-51.

VRBA, E. S., 1971. — A new fossil Alcelaphine (Artiodactyla : Bovidae) from Swartkrans. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **27** (5) : 59-82.

— 1977. — New species of *Parmularius* Hopwood and *Damaliscus* Sclater and Thomas (Alcelaphini, Bovidae, Mammalia) from Makapansgat, and comments on faunal chronological correlation. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, **20** : 137-151.

— 1978. — Problematical Alcelaphine fossils from the Kromdraai faunal site (Mammalia, Bovidae). *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **31** (3) : 21-28.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 1 : 87-147.

Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor el Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975

par Pascal Tassy *

Résumé. — L'étude du crâne de *Moeritherium* de l'Éocène de Dor el Talha (Libye) découvert par Arambourg et Magnier (1961) apporte des éléments nouveaux concernant notamment la morphologie de la fosse orbito-temporale. La position systématique de *Moeritherium*, traditionnellement considéré comme l'ancêtre des proboscidiens, avait été récemment remise en cause par différents auteurs. Toutefois, l'analyse cladistique des caractères crâniens confirme que le genre *Moeritherium* est plus apparenté aux éléphants qu'à tout autre groupe actuel de subongulés, mais sur des critères en partie différents de ceux qu'avait retenus Andrews au début du siècle. Les caractères crâniens auparavant invoqués pour faire de *Moeritherium* soit un proboscidien, soit un sirénien sont analysés. Il en ressort que l'on peut retenir plusieurs synapomorphies permettant de rattacher *Moeritherium* à l'ensemble éléphantoïdes + deinothères : disparition du processus ascendant du palatin dans la fosse orbito-temporale ; même morphologie de l'arcade zygomatique (réduction du jugal à l'avant et développement marqué du processus infra-orbitaire du maxillaire qui ferme latéralement l'orbite ; extension du jugal vers l'arrière jusqu'au bord postérieur de la fosse glénoïde) ; position et fermeture ventrale du trou auditif externe par l'extension du processus post-tympanique du squamosal ; passage du nerf XII dans le trou déchiré postérieur (*foramen metoticum*) et disparition du foramen condylien ; amastoïdie ; position du trou optique ; peut-être aussi ouverture ventrale du *canalis temporalis*. Après que l'on a tenté de justifier le bien-fondé d'une classification destinée à exprimer la phylogénie et analysé les diverses conventions proposées par divers auteurs dans cette perspective, la classification phylogénétique de *Moeritherium* est discutée. Le genre peut être inclus dans les proboscidiens comme les anciens auteurs (Andrews et Matsumoto notamment) l'avaient proposé.

Abstract. — The study of the skull of *Moeritherium* from the Eocene of Dor el Talha (Libya) found by Arambourg and Magnier (1961), brings new data concerning in particular the morphology of the orbito-temporal fossa. Recently several authors criticized the traditional systematic position of *Moeritherium* as the ancestor of later proboscideans. But the cladistic analysis of the characters of the skull shows that the genus *Moeritherium* is more related to elephants than to any other living subungulate group. The criteria are in part different from those used by Andrews. The characters of the skull previously held as proboscidean or as sirenian characters are also discussed. The synapomorphies shared by *Moeritherium* and elephantoids + deinotheres are : the loss of the *processus orbitalis* of the palatine in the orbito-temporal fossa ; the morphology of the zygomatic arch (reduction of the front part of the jugal and strong *processus zygomaticus* of the maxilla which closes laterally the orbit ; extension of the jugal to the posterior edge of the *fossa mandibularis* of the squamosal, dorso-lateral extension of the squamosal) ; the high position of the external auditory meatus which is closed ventrally by the posttympanic process

* *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.*

of the squamosal ; the loss of the condyloid foramen ; reduction of the mastoid (" amastoidy ") ; the position of the optic foramen ; and perhaps the ventral opening of the *canalis temporalis*. The adoption of a phylogenetic (= cladistic) classification is favoured and its conventions are discussed with the exemple of *Moeritherium*. The genus can be included in the Proboscidea, on the basis of the shared derived characters cited above, as the ancient authors thought (particularly Andrews and Matsumoto).

I. PROVENANCE DU FOSSILE

Le crâne de *Moeritherium* qui fait l'objet de la présente étude provient du gisement de Dor el Talha (Libye). Il a été signalé, mais non décrit, sous le nom de *Moeritherium lyonsi* par Arambourg et Magnier (1961). Le gisement de Dor el Talha (Libye) a été découvert par le géologue français Lefranc en 1952 (Bellair, Freulon et Lefranc, 1954, qui orthographiaient le nom du gisement Dor et Talha). Il a été rebaptisé Gebel Coquin par Arambourg et Magnier mais la première appellation, de surcroît la plus répandue, fait autorité. La faune caractérisée par l'association *Barytherium* et *Moeritherium* a été parallélisée par Arambourg et Magnier avec celle de l'horizon de Qasr el Sagha dans le Fayoum (Égypte), d'âge bartonien tardif d'après Simons (1968). Savage (1969) défend également l'opinion d'un âge éocène supérieur pour la formation de Qasr el Sagha.

Abréviations

AMNH : American Museum of Natural History — New York.
BM(NH) : British Museum (Natural History) — Londres.
LPVPH : Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine — Université Paris VI.
MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle — Paris.
SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart — Stuttgart et Ludwigsburg.

II. SYSTÉMATIQUE

II. A — Historique et discussion

Sept espèces de *Moeritherium* ont été décrites sur des fossiles découverts dans le Fayoum (Égypte). Cinq proviennent de la formation de Qasr el Sagha (Éocène supérieur) : *Moeritherium lyonsi* Andrews, 1901 ; *M. gracile* Andrews, 1902 ; *M. ancestrale* Petronievics, 1923 ; *M. latidens* Deranyagala, 1955, et *M. pharaohensis* Deranyagala, 1955. Deux espèces proviennent de la formation de Gebel el Qatrani (Oligocène inférieur) : *Moeritherium trigodon* Andrews, 1904, et *M. andrewsi* Schlosser, 1911. Savage (1971) pense qu'au Fayoum il n'y a pas plus de deux formes, une grande et une petite. Tobien (1971) n'en retient éga-

lement que deux mais sur des critères différents : une d'âge éocène (*Moeritherium lyonsi*) aux dents jugales inférieures relativement larges et l'autre d'âge oligocène (*M. trigodon*) aux dents jugales inférieures relativement étroites. Tobien est suivi par Coppens et Beden (1978) qui mentionnent la position stratigraphique dans les diagnoses des deux espèces. Par ailleurs, les quelques différences crâniennes invoquées par Petronievics (1923) pour caractériser son espèce *Moeritherium anecstrale* (position du foramen incisif et inclinaison de l'occipital) et par Matsumoto (1923) pour distinguer les formes oligocènes ne sont pas retenues par Tobien.

Dans la formation de Qasr el Sagha, de même âge que Dor el Talha, Matsumoto opposait une grande forme (*Moeritherium lyonsi*) et une petite (*M. gracile*). C'est probablement sur ce critère qu'Arambourg et Magnier (1961) ont rapporté le crâne de Dor el Talha à la grande forme. Or, si l'on se réfère aux données de Matsumoto, les mensurations des longueurs des prémolaires et des molaires donnent des chiffres plus proches de la petite forme (*Moeritherium gracile*) que de la grande. Sur le crâne de Dor el Talha, la longueur des prémolaires prise aux racines est de 61 mm (on peut estimer la longueur des prémolaires à la couronne à 63 ou 64 mm) ; la longueur des molaires prise aux racines est de 79 mm (ce qui donne une estimation de 82 à 84 mm pour la longueur prise à la couronne). Matsumoto (1923) définit *Moeritherium lyonsi* comme ayant des prémolaires (P^2-P^4) mesurant de 67 à 78 mm de long et des molaires (M^1-M^3) mesurant 85 mm de long (il n'a à sa disposition qu'une mensuration). Pour *Moeritherium gracile*, il donne une mensuration de 62 mm pour la longueur des prémolaires et une variation de 75 à 79 mm pour la longueur des molaires. Le fossile de Dor el Talha se situe donc au-delà des plus grands *Moeritherium gracile* et en deçà des plus petits *M. lyonsi*.

D'autre part, la morphologie dentaire ne peut être étudiée sur le crâne de Dor el Talha, les dents étant toutes sectionnées au collet. Le nom ayant priorité, c'est également à *Moeritherium lyonsi* qu'il faudrait rapporter le crâne selon les critères de Tobien (âge éocène). Toutefois, d'après Tobien (1971), les éléments diagnostiques ne portent que sur les dents inférieures et non supérieures qui ne présentent pas de différence. Il reste que l'opposition entre une forme aux dents jugales inférieures relativement larges et une autre aux dents jugales inférieures relativement étroites n'est pas très nette sur les schémas biométriques de Tobien (1971, fig. 2 à 6). L'hiatus n'est pas suffisamment marqué et certains spécimens sont indentifiables en dehors d'une information stratigraphique.

Du point de vue de la morphologie crânienne, je n'ai pas vu de différence paraissant aller au-delà d'une variabilité individuelle normale sur les crânes ou fragments crâniens examinés. Une variation de taille est notable aussi bien sur les spécimens d'âge éocène que sur ceux d'âge oligocène, pour des crânes de même âge individuel. La même variation existe sur les mandibules et se reflète dans les mensurations dentaires (voir chiffres et tableaux de Matsumoto, 1923, et Tobien, 1971). Mais s'il existe bien de petits et de grands individus, il n'y a pas d'hiatus permettant de les distinguer d'un point de vue systématique. Pour toutes ces raisons, le problème de la division du genre *Moeritherium* ne me paraît pas définitivement résolu. C'est pourquoi je rapporte le crâne de Dor el Talha avec doute à l'espèce-type du genre : *Moeritherium* cf. *lyonsi*.

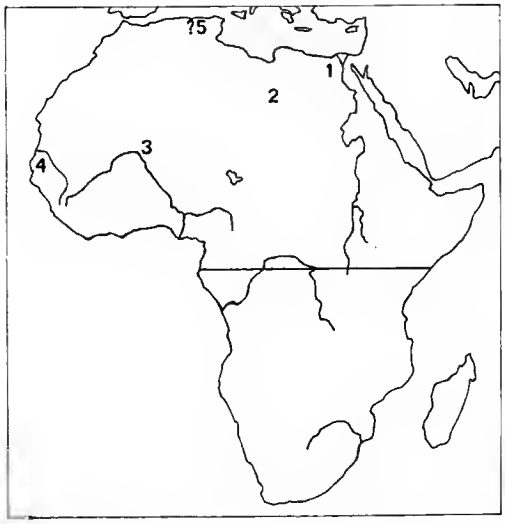


Fig. 1. — Répartition géographique de *Moeritherium*. 1, Fayoum (Égypte) ; 2, Dor el Talha (Libye) ; 3, In Tafidek (NE de Gao, Mali) ; 4, M'Bodione Dadere, région de Kaolack (Sénégal) ; 5, Khenchela (Algérie).

II. B — Répartition géographique du genre (Fig. 1)

Moeritherium a d'abord été décrit en Égypte dans la province du Fayoum où il est le plus abondant. D'autres spécimens ont été retrouvés un peu plus à l'ouest, en Libye (Éocène de Dor el Talha) par Arambourg et Magnier (1961) puis Savage (1969). Auparavant, Arambourg, Kikoine et Lavocat (1951) avaient décrit des restes dentaires (M^1g, M_3 dr, I et P fragmentaires) provenant du puits d'In Tafidek à 60 km au NE de Gao au Mali (alors Soudan français) dans des niveaux éocènes. Un fragment de M sup. provenant de l'Éocène moyen du Sénégal (trouvé dans les déblais du puits de M'Bodione Dadere) a été rapporté à *Moeritherium* (dont c'est le plus ancien spécimen connu) par Gorodiski et Lavocat (1953). La répartition géographique de *Moeritherium* s'étend peut-être plus au nord. Sa présence serait attestée à Khenchela (Nord-Est algérien) par une molaire inférieure d'abord décrite par Gaudry (1891) comme étant une dent de lait de « *Mastodon turicensis* ». Sur l'étiquette d'origine on peut lire « Mastodon turicensis ? tout petit. 2e molaire de lait, à Khenchela au pied N de l'Aurès, Algérie. Trouvé par le Capitaine Vaissière. Donné par M. Papier. 1890 — 14 ». A la suite de Gaudry, Arambourg (1959) interpréta cette dent comme celle d'un mastodonte zygolophodonte, explication qui fit autorité et qui est reprise par Coppens *et al.* (1978). Or l'examen du spécimen montre qu'il s'agit d'une molaire inférieure gauche (probablement M_1) de *Moeritherium*. Schlesinger (1912) fut le seul paléontologue à rectifier l'erreur de Gaudry dans un article qui passa inaperçu, sauf de Joleaud (1921) et de Laffitte (1939) qui mentionnent la détermination de Schlesinger (« *Moeritherium trigonodon* » = *trigodon*). La dent, conservée au Muséum national

d'Histoire naturelle à Paris, a été brisée depuis sa figuration par Gaudry et le coin antéro-lingual manque (fig. 2). Cette dent est réputée provenir de niveaux rouges supposés d'une part miocènes, ce que l'interprétation systématique de Gaudry et d'Arambourg pouvait confirmer ; cette interprétation est donc erronée. D'autre part, les géologues Joleaud et Laffitte penchaient plutôt pour un âge oligocène des couches rouges du nord de l'Aurès susceptibles d'avoir livré la dent de *Moeritherium*, ce que l'interprétation systématique ne contredit pas. Récemment, Vila (1977) a tenté la synthèse inappropriée d'assigner à ces couches rouges un âge aquitano-burdigalien à cause de la présence de *Moeritherium*. Une prospection en juin 1980 dans les couches rouges de la région de Khenchela (en collaboration avec J. J. Jaeger, Université Paris VI, J. L. Ballais, Université de Caen, et Ph. Coiffait, Université de Constantine) ne nous a pas permis de trouver de niveau fossilifère. Le problème reste entier à la fois en ce qui concerne la provenance exacte de la dent de *Moeritherium* et l'âge des couches rouges de l'Aurès.

Fig. 2. — M_1 g. de *Moeritherium* sp. provenant (?) de Khenchela (Algérie), 1890-14, MNHN. × 1.

II. C — Description anatomique

II. C.1 — **État du crâne**

Le crâne est incomplet. La partie gauche est particulièrement abîmée. Toutefois, lorsqu'il est préservé, l'os est bien fossilisé. On peut suivre notamment un certain nombre de sutures mieux que sur aucun des crânes précédemment découverts, ce qui a été source d'intéressants renseignements d'ordre phylogénétique. En outre, les foramens de la fosse orbito-temporale, tous visibles sur le côté droit, sont décrits pour la première fois. Les arcades zygomatiques sont brisées ainsi que l'avant du crâne, la région des condyles et la région auditive. En revanche, le moulage naturel de l'endocrâne laisse voir l'intérieur du périotique (labyrinthe). Les alvéoles de I^1 (en partie), de I^2 et I^3, de C (à droite) sont visibles ainsi que les racines de P^2 à M^3 (à droite) et M^2 et M^3 (alvéoles) à gauche.

Tableau 1. — Dimensions (en mm) du crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Libye). Les mensurations entre parenthèses sont prises sur les parties conservées du crâne.

Longueur maximale (du point le plus saillant de l'occipital au prémaxillaire droit)	(314)
Largeur maximale prise aux squamosaux	(165)
Hauteur de la face occipitale prise du basioccipital à la protubérance occipitale externe	(105,3)
Largeur maximale (prise aux apophyses postorbitaires)	70,8
Largeur minimale (prise au niveau du départ de la crête sagittale)	64

Largeur du palais au niveau de l'intervalle osseux entre M^2 et M^3 ..	(75)
Largeur des choanes (fosse ptérygo-palatine).....	35,2
Longueur de la fosse orbito-temporale droite de l'avant de l'orbite à l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde.....	183,4
Dimension antéro-postérieure du processus infra-orbitaire du maxillaire. ..	80,6

II C.2 — **Vue supérieure** (fig 3, pl. I)

La face, très courte, est mal conservée. Une partie de la région sus-orbitaire gauche et la paroi latérale droite sont conservées. Le crâne est brisé de telle sorte que le moulage interne naturel des fosses nasales est visible. Dans le prémaxillaire droit, les alvéoles de I^1 (très étroit) et de I^2 (le plus vaste) sont visibles et correspondent à des dents implantées presque horizontalement. Le diamètre vestibulo-lingual de l'alvéole de I^2 mesure 23 mm alors que le creux bordant la suture prémaxillaire-maxillaire correspondant au fond de l'alvéole de I^1 ne mesure que 5 mm de large. La branche montante du prémaxillaire ou apophyse nasale (*processus nasalis*) préservée en partie à droite est assez courte et n'atteint pas le frontal. La partie dorsale du nasal gauche est conservée et la suture naso-maxillaire surmonte l'orbite. Les nasaux remontent sur le toit crânien en arrière du bord antérieur des orbites. Ils s'encastrent dans le frontal par un court processus dorsal qui s'enfonce d'un centimètre environ de part et d'autre de l'épine frontale. Les maxillaires, visibles latéralement, s'élèvent en un fort processus frontal (*processus frontalis*) qui borde l'orbite. Le sommet du processus est brisé à droite, ce qui laisse voir le plancher de l'orbite tout entière ouverte dans le maxillaire.

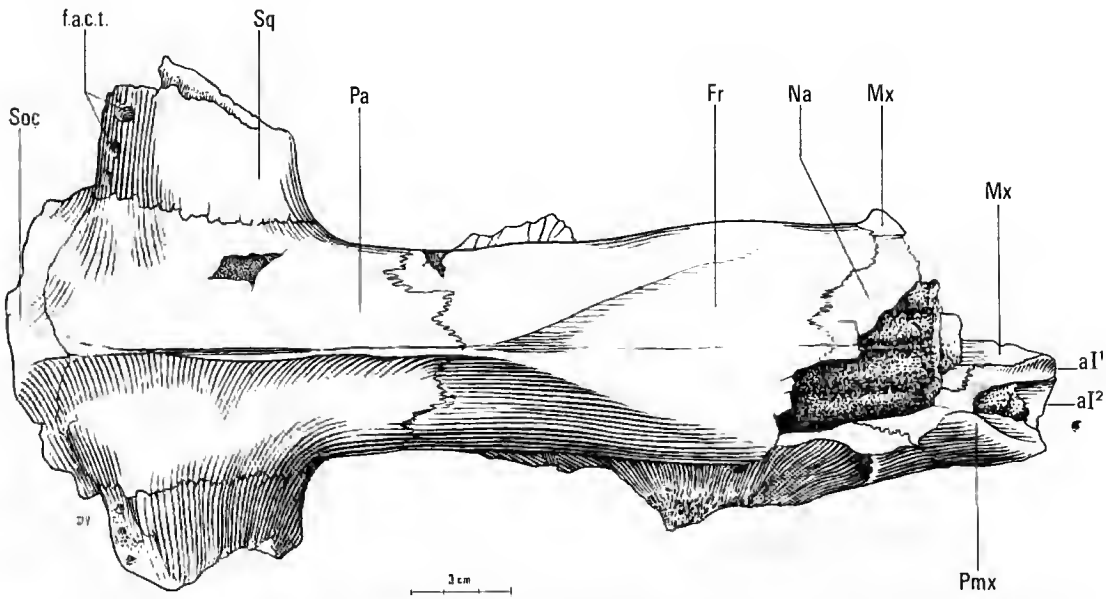


Fig. 3. — Crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Éocène supérieur de Libye) : vue supérieure (MNHN). aI^1, alvéole de I^1 ; aI^2, alvéole de I^2 ; f.a.c.t., foramen accessoire du *canalis temporalis* ; Fr, frontal ; Mx, maxillaire ; Na, nasal ; Pa, pariétal ; Pmx, prémaxillaire ; Soc, supraoccipital ; Sq, squamosal. × 4/9.

Sur le toit crânien, les frontaux sont très allongés antéro-postérieurement et donnent, avec les pariétaux, sa forme tubulaire au crâne. Ils bordent dorsalement l'orbite où ils s'articulent chacun avec le nasal et latéralement avec le maxillaire. Plus en arrière le processus postorbitaire du frontal (*processus zygomaticus*) est réduit à un très léger gonflement de l'os et il n'y a pas de constriction postorbitaire. Partant de l'orbite, les lignes temporales (*linea temporalis*) se rejoignent au sommet du crâne en une crête sagittale (*crista sagittalis externa*) à la suture fronto-pariétale. Le pariétal s'encastre dans le frontal par deux indentations. L'une, sagittale, supporte l'origine de la crête sagittale ; l'autre est latérale. La crête sagittale, légèrement dilatée à mi-longueur, se poursuit postérieurement jusqu'à la saillie de la protubérance occipitale externe (*protuberantia occipitalis externa*). De part et d'autre de la crête sagittale, la face dorsale des pariétaux (*planum temporale*) a la forme d'un cylindre régulier, ce qui confère au crâne un aspect tubulaire. Il n'y a pas de *planum parietale* puisque les lignes temporales s'unissent à la suture fronto-pariétale. A l'arrière, le pariétal s'élargit et répond au squamosal. La surface du pariétal est légèrement concave dorsalement avant de se gonfler à la suture squamoso-pariétale qui est haut placée. Le supraoccipital est visible dorsalement et remonte par un processus interpariétal sagittal sur le sommet du crâne en avant de la protubérance occipitale externe où se résoud la crête sagittale et qui forme le sommet du crâne. Il n'y a pas d'os interpariétal. La protubérance occipitale externe se poursuit latéralement par une crête nuchale saillante (*crista nuchae*). La partie sus-auditive du squamosal (écaille) qui s'articule avec le pariétal est puissante et dilatée. Les squamosaux sont percés dorsalement et à la suture squamoso-pariétale par des orifices qui peuvent être interprétés comme des foramens accessoires du conduit temporal (*canalis temporalis*). Ces orifices avaient été décrits par Andrews (1906) comme étant des sinus crâniens annonçant la pneumatisation exceptionnelle du crâne des éléphants. Il s'agit, en fait, d'orifices qui s'ouvrent à l'extérieur, ce qui ne peut manifestement pas être le cas de sinus crâniens. Au contraire, les orifices accessoires du canal temporal (canal vasculaire) percent le squamosal. Ces foramens sont assez nombreux sur le crâne de Dor el Talha ainsi que sur tous les crânes de *Moeritheium* connus.

II. C.3 – **Vue latérale** (fig. 4, 5, 6 ; pl. III et IV)

La face latérale droite est la mieux préservée dans son ensemble. Le palais (maxillaire et palatin) est brisé à gauche ; le maxillaire érodé laisse voir le moulage interne naturel des fosses nasales. L'arcade zygomatique est brisée de chaque côté mais on peut en observer les attaches : processus infra-orbitaire du maxillaire (*processus zygomaticus*) à l'avant et partie zygomatique du squamosal à l'arrière.

L'alvéole de I^3, oblique, est limité postérieurement par la suture maxillo-prémaxillaire. L'alvéole de la canine, vertical, s'ouvre juste en arrière de la suture. Celle-ci remonte devant et au-dessus de l'orbite. Le toit de l'orbite, préservé à gauche, est formé par le frontal et le processus frontal du maxillaire. Ce dernier borde entièrement l'orbite à l'avant et latéralement. L'orbite est ainsi entièrement ouverte dans le maxillaire et le frontal. Il n'y a pas de lacrymal. Le plancher de l'orbite est tout entier constitué par le maxillaire qui forme une forte apophyse infra-orbitaire qui s'enracine le long des prémolaires (P^2-P^4) et de la première molaire (M^1). Le crâne une fois orienté dans le plan occlusal (ou palatin),

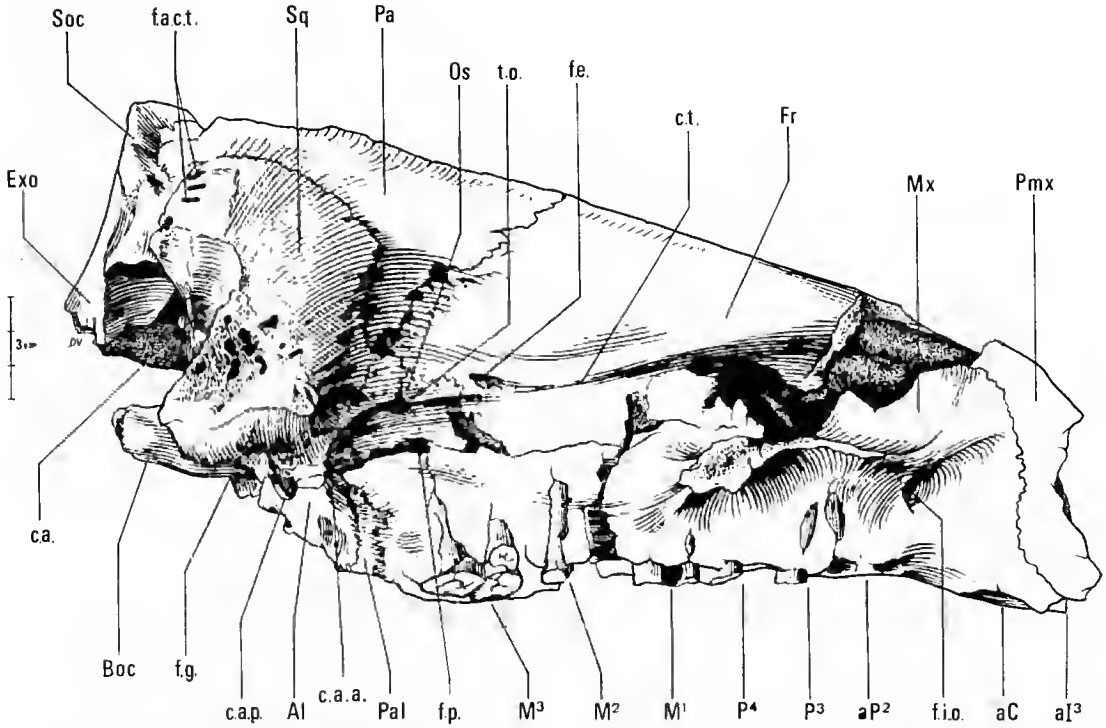


FIG. 4. — Crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Éocène supérieur de Libye) : vue latérale droite (MNHN). aC, alvéole de la canine ; aI^3, alvéole de I^3 ; Al, alisphénoïde ; aP^2, alvéole de P^2 ; Boc, basioccipital ; c.a., conduit auditif ; c.a.a., ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde ; c.a.p., ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde ; c.t., *crista orbitotemporalis* ; Exo, exoccipital ; f.a.c.t., foramen accessoire du *canalis temporalis* ; f.e., foramen ethmoïdien ; f.g., fosse glénoïde ; f.i.o., foramen infra-orbitaire ; f.p., foramen ptérygo-palatin ; Fr, frontal ; Mx, maxillaire ; Os, orbitosphénoïde ; Pa, Pariétal ; Pal, palatin ; Pmx, prémaxillaire ; Soc, supraoccipital ; Sq, squamosal ; t.o., trou optique. × 4/9.

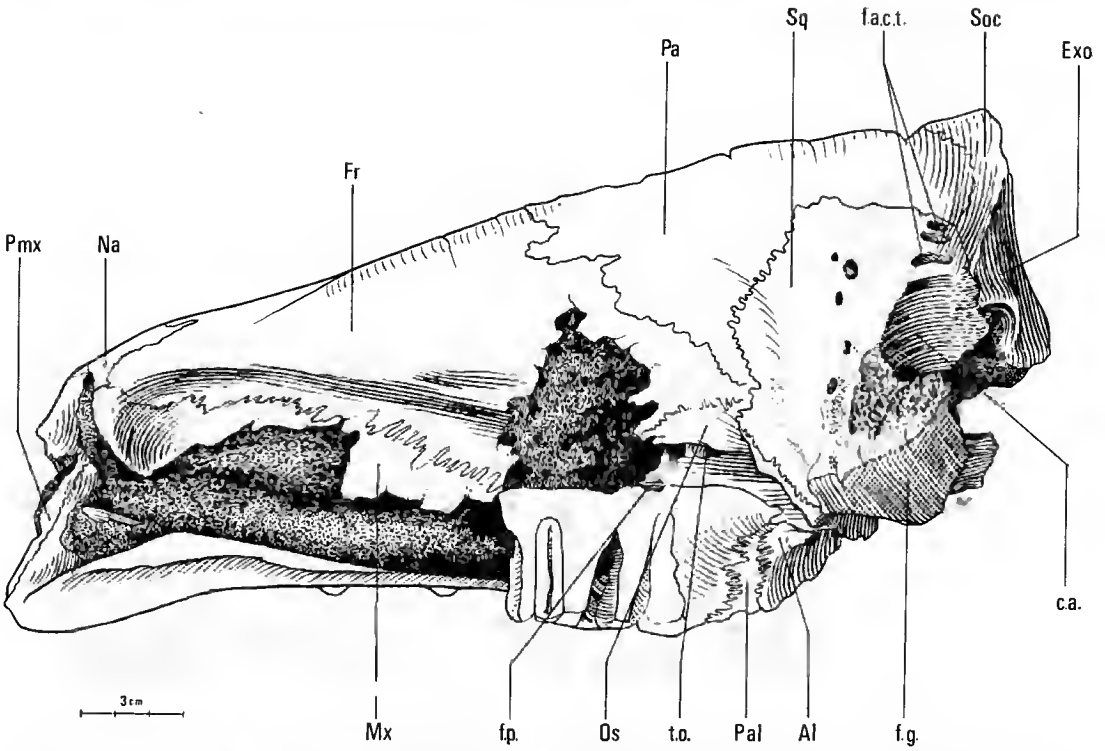


FIG. 5. — Crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Éocène supérieur de Libye) : vue latérale gauche (MNHN). Voir légende de la figure 4. Na, nasal. × 4/9.

l'orbite s'ouvre très en avant, au-delà de la première dent jugale (P^2). Le processus infra-orbitaire du maxillaire est traversé par le canal infra-orbitaire (*canalis infraorbitalis*) qui s'ouvre à l'avant par un large foramen sous-orbitaire (*foramen infraorbitale*), situé immédiatement sous l'orbite. Il n'y a pas de dépression en avant du foramen sous-orbitaire (*fossa canina*) mais une fosse [nommée fosse sous-orbitaire par Matsumoto (1923)] est située dans le maxillaire, sous le processus infra-orbitaire et au-dessus du bord alvéolaire. Le bord interalvéolaire entre la canine et P^2 est également creusé. Le processus infra-orbitaire du maxillaire est brisé avant le plan de suture entre maxillaire et jugal.

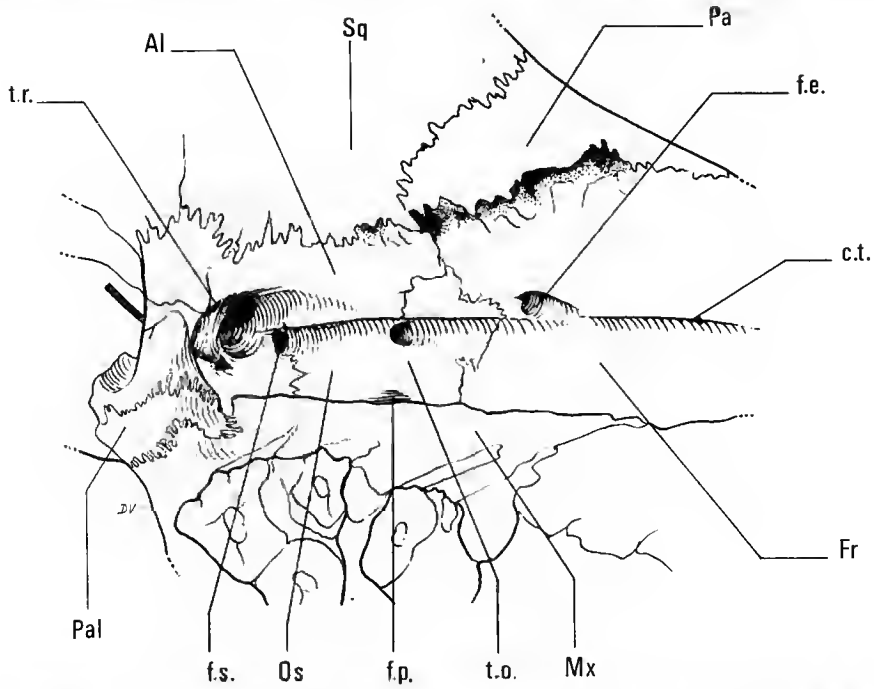


Fig. 6. — Crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Éocène supérieur de Libye) : détail de la fosse orbito-temporale en vue antéro-inféro-latérale (MNHN). Al, alisphénoïde ; c.t., *crista orbitotemporalis* ; f.e., foramen ethmoïdien ; f.p., foramen ptérygo-palatin ; Fr, frontal ; f.s., fente sphénorbitaire ; Mx, maxillaire ; Pa, pariétal ; Pal, palatin ; Sq, squamosal ; t.o., trou optique ; t.r. trou rond. La flèche indique le trajet du canal de l'alisphénoïde.

La fosse orbito-temporale est vaste et allongée. L'orbite confluе entièrement avec la fosse temporale car l'apophyse postorbitaire du frontal est réduite à un bombement à peine marqué. De la région sus-orbitaire part la ligne temporale qui atteint sagittalement la suture fronto-pariétale ; ainsi qu'un repli latéral rectiligne (*crista orbitotemporalis*) qui aboutit à l'alisphénoïde dont il forme le rebord antérieur qui surplombe le fond de la fosse temporale. Ce repli se situe sur son plus grand trajet sur le frontal puis, en arrière, sur l'orbitosphénoïde. La hauteur de la fosse orbito-temporale est formée pour les 2/3 supérieurs par le frontal et pour le 1/3 inférieur par le maxillaire. La suture fronto-maxillaire

est à peu près parallèle à la *crista orbitotemporalis*. Elle est limitée à l'arrière par l'orbitosphénoïde. La lame perpendiculaire du palatin située entre le maxillaire et l'apophyse ptérygoïde de l'alisphénoïde ne remonte pas dans la fosse orbito-temporale. Il n'y a donc pas de processus ascendant du palatin (*processus orbitalis*) dans la fosse.

Le crâne étant orienté dans un plan occlusal (ou palatin), le point le plus antérieur de la suture fronto-pariétale se situe à l'aplomb des M^2. Le pariétal descend dans la fosse temporale en une digitation verticale se terminant en pointe (*angulus sphenoidalis*) sans atteindre, semble-t-il, l'alisphénoïde. Bien que l'érosion de la table osseuse laisse la part à quelque incertitude, il semble bien que le vide osseux visible à droite corresponde à une altération de l'os frontal et qu'il y ait eu un contact entre frontal et squamosal. Ce contact n'est pas mieux visible à gauche. De toute façon cette connexion est réduite. La même constatation vaut pour un contact — s'il existait — entre pariétal et alisphénoïde qui ne pourrait être que ponctuel. L'alisphénoïde est percé par un large canal. L'apophyse ptérygoïde de l'alisphénoïde (*processus pterygoideus*) est sectionnée au niveau du canal. La partie supérieure de l'alisphénoïde (*facies temporalis* de l'aile proprement dite), étroite, surplombe la partie maxillaire (*facies maxillaris*) percée par un foramen au fond de la fosse temporale, juste au-dessus de l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde. C'est le trou rond (*foramen rotundum*). En avant de la partie maxillaire de l'alisphénoïde, entre le frontal et le maxillaire, s'avance l'orbitosphénoïde relativement allongé (4 cm). Juste en avant du *foramen rotundum* s'ouvre un autre foramen, plus étroit, que l'on peut interpréter comme la fente sphénorbitaire (*foramen sphenorbitale*), à la limite alisphénoïde-orbitosphénoïde. A mi-longueur de l'orbitosphénoïde, près de la suture dorsale entre orbito- et alisphénoïde, s'ouvre un troisième foramen qui doit être le trou optique (*foramen opticum*). Ces trois foramens situés au fond de la fosse temporale sont alignés sous la *crista orbitotemporalis*. Plus en avant, au coin antéro-dorsal de la suture entre frontal et alisphénoïde, un peu décalé au-dessus de la *crista orbitotemporalis*, s'ouvre un foramen qui est probablement le foramen ethmoïdien (*foramen ethmoideum*). Plus bas, sous et devant le foramen optique s'ouvre, vraisemblablement (la région est mal conservée des deux côtés) à la limite fronto-maxillaire, un foramen qui peut être le foramen ptérygopalatin (= sphénopalatin).

A l'arrière, les squamosaux sont brisés. La section des processus zygomatiques laisse voir quelques cellules qu'Andrews (1906) avait interprétées comme des sinus crâniens de type éléphantin ; mais leur développement n'a rien d'exceptionnel. Le trajet interne du conduit auditif dans le squamosal est visible. Il est dirigé presque verticalement et s'ouvre assez haut dans le squamosal, à peu près au niveau du plafond de l'orbite. La partie dorsale du squamosal est très dilatée et sa surface est convexe antéro-postérieurement. Ventralement, une partie de la fosse glénoïde (*fossa mandibularis*) est conservée. Légèrement inclinée vers le haut et l'extérieur, elle est en partie visible en vue latérale.

Sur le pariétal, la crête sagittale est légèrement bombée à mi-longueur. La protubérance occipitale externe du supraoccipital forme le sommet du crâne. Les exoccipitaux sont brisés latéralement au contact avec le squamosal et au niveau du foramen magnum.

II. C.4 — **Vue inférieure** (fig. 7 ; pl. II ; pl. V, 2)

L'avant et la partie gauche du palais sont brisés. On peut observer le moulage naturel des fosses nasales ainsi que le septum nasal (*septum nasi*) formé par le vomer et la lame

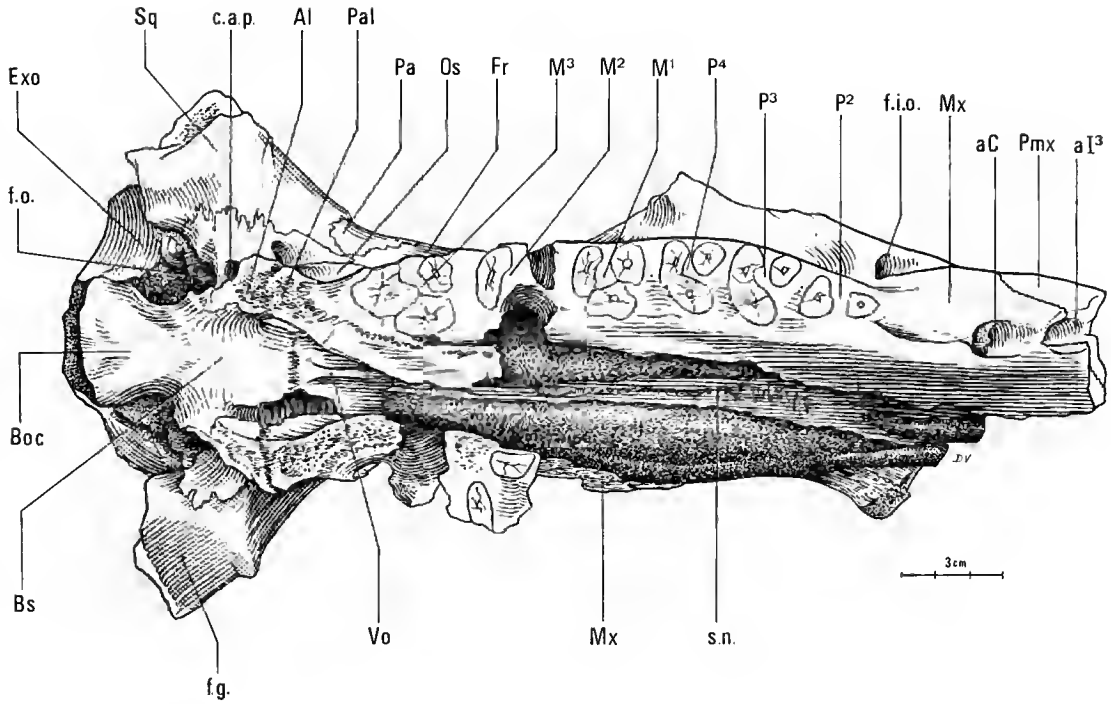


Fig. 7. Crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Éocène supérieur de Libye) : vue inférieure (MNHN). aC, alvéole de la canine ; aI^3, alvéole de I^3 ; Al, alisphénoïde ; Boc, basioccipital ; Bs, basisphénoïde ; c.a.p., ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde ; Exo, exoccipital ; f.g., fosse glénoïde ; f.i.o., foramen infra-orbitaire ; f.o., *foramen ovale* ; Mx, maxillaire ; Os, orbitosphénoïde ; Pa, pariétal ; Pal, palatin ; Pmx, prémaxillaire ; s.n., septum nasal ; Sq, squamosal ; Vo, vomer. × 4/9.

perpendiculaire de l'ethmoïde. Sur le côté droit sont conservés les alvéoles de I^3 (bordé postérieurement par la suture prémaxillo-maxillaire) et de la canine, juste en arrière. Un diastème de 28 mm sépare la canine de la première prémolaire (P^2). Les dents jugales (P^2 à M^3) sont brisées et l'on n'en voit que les racines. La P^2 est biradiculée ; toutes les autres dents sont triradiculées. Les P^3 et P^4 ont une racine antéro-vestibulaire, une racine linguale et une racine postéro-vestibulaire ; les deux dernières sont coalescentes. Les molaires ont une racine antéro-vestibulaire, une racine antéro-linguale et une racine postérieure plutôt vestibulaire. Le processus infra-orbitaire du maxillaire, très antérieur, s'étend de la P^2 à la M^1. Le foramen infra-orbitaire est situé au niveau de la racine antérieure de P^2. Plus en arrière, la région des choanes est à peu près préservée. La *spina nasalis* du palatin manque et la région ptérygoïdienne (lame perpendiculaire du palatin et apophyse ptérygoïdienne de l'alisphénoïde) est un peu érodée superficiellement. Néanmoins, on peut en observer la massivité. Le processus ptérygoïdien du palatin (*processus pyramidalis*) est court et épais et l'apophyse ptérygoïde de l'alisphénoïde (*processus pterygoideus*) forme la moitié postérieure de la crête ptérygopalatine bordant les choanes. L'alisphénoïde est percé par un canal

dont l'ouverture postérieure est visible en vue ventrale. En arrière, on observe un *foramen ovale* assez large. La face dorsale de la fosse ptérygopalatine (choanes) est formée soit par le présphénoïde, soit par le vomer (comme chez les éléphantoïdes et les siréniens) qui recouvre dans ce cas le présphénoïde. L'os est muni d'une crête médiane et de deux ailes s'unissant aux palatins. Quelle que soit l'hypothèse, la suture vomer-ailes du présphénoïde n'est pas apparente. De par sa morphologie très proche de ce que l'on observe chez les éléphants (et les siréniens), je pense qu'il s'agit d'un vomer avec une épine saillante (*crista vomeris*) et des ailes (*alae vomeris*) dont les sutures latérales ne sont pas décelables. La suture entre cet os et le basiphénoïde est en revanche apparente. Au contraire, la suture basisphénoïde-basioccipital est effacée. L'aile du basisphénoïde, comme la crête ptérygoïdienne, forme un rebord épais où s'appuie l'apophyse ptérygoïdienne de l'alisphénoïde. Le corps du basisphénoïde est plat, avec une crête médiane mousse qui s'élargit pour former un bourrelet au niveau de l'articulation avec le basioccipital. Ce dernier est brisé en avant du *foramen magnum*.

La partie zygomatique du squamosal est réduite à la moitié médiale de la cavité glénoïde (*fossa mandibularis*) qui est plane à légèrement concave et orientée obliquement vers le haut et l'extérieur. L'attache du squamosal sur l'alisphénoïde est massive. La suture est placée en contrebas de la cavité glénoïde. Le squamosal étant brisé au niveau du conduit auditif, toute la partie post-tympanique manque.

La base du crâne, brisée, ne laisse voir qu'une partie de la région auditive. Le périotique est éclaté et on n'en observe que le plafond avec le moulage naturel de l'oreille interne. Le tracé en volume de la cochlée (*pars cochlearis*) entièrement moulée est ainsi visible. Le squamosal est creusé d'une cupule en arrière du trou auditif externe proprement dit qui se poursuit par le conduit auditif dirigé vers le haut et l'extérieur. Cette cupule à la surface irrégulière était vraisemblablement destinée à recevoir tout ou partie de la *pars mastoidea* du périotique. Juste en arrière, une cupule plus vaste aux parois régulières et lisses est creusée dans l'exoccipital. Il devait s'y loger une bulle qui s'y appliquait probablement de façon étroite. A cet endroit la paroi osseuse de l'exoccipital est mince. Cette bulle pourrait correspondre à une dilatation postérieure de la *pars petrosa* du périotique. La *pars mastoidea*, dans cette hypothèse, serait alors réduite à la surface de la cupule du squamosal. Il est possible aussi que la cavité de l'exoccipital, située juste en arrière de celle du squamosal, ait reçu également une partie de la *pars mastoidea* qui aurait été, dans ce cas, très développée vers l'arrière. Je reviendrai plus loin sur les différentes significations de ces hypothèses.

II. C.5 — **Vue postérieure** (fig. 8 ; pl. V, 1)

Les régions latérales et condyliennes sont brisées de telle manière que seuls le supraoccipital, une petite partie des exoccipitaux et la section du basioccipital sont visibles, ainsi que le squamosal dont on peut observer le conduit auditif dirigé vers le haut et l'extérieur (puisque la partie post-tympanique manque). La hauteur du squamosal (9 cm) est remarquable. La suture entre supraoccipital et exoccipital n'est pas apparente. Le sommet du crâne, en forme de toit, est érodé ; la pointe, émoussée, est constituée par la protubérance occipitale externe qui se continue latéralement par une crête nuchale. Le supraoccipital est pourvu d'une crête mousse (tubérosité nuchale) médiane. De chaque côté de cette crête, le supraoccipital est légèrement creusé en une fosse délimitée latéralement

par un relief peu saillant. Plus latéralement encore, l'exoccipital est également creusé d'une fosse peu profonde, allongée vers le haut et l'extérieur (fosse condylienne). Ces différentes fosses sont le lieu d'insertion des muscles nuchaux [grand complexus (*transverso-spinalis capitis*), grand et petit droit dorsal de la tête (*longus capitis*), petit oblique de la tête (*obliquus capitis cranialis*) et peut-être au sommet un ligament nuchal (*ligamentum nuchae*)]. Mais rien ne révèle la présence d'un ligament nuchal puissant tel qu'on le connaît chez les éléphantoïdes.

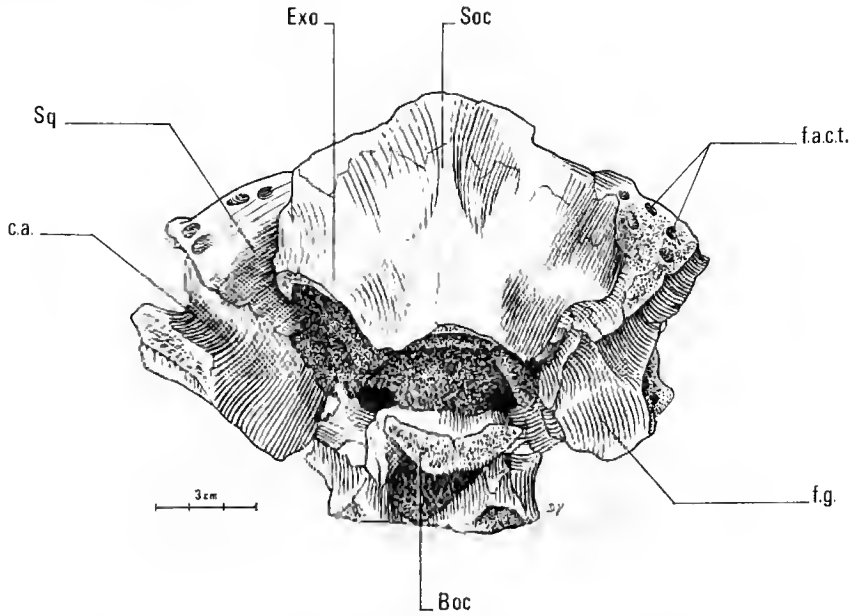


Fig. 8. — Crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Éocène supérieur de Libye) : vue occipitale (MNHN). Boc, basioccipital ; c.a., conduit auditif ; Exo, exoccipital ; f.a.c.t., foramen accessoire du *canalis temporalis* ; f.g., fosse glénoïde ; Soc, supraoccipital ; Sq, squamosal. × 4/9.

III. RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DE *MOERITHERIUM*

L'architecture crânienne de *Moeritherium* est connue dans ses grandes lignes depuis la description détaillée par Andrews (1906) du crâne de jeune adulte C 7867 — Le Caire [moulage M8875 BM(NH)] provenant du Fayoum (Oligocène inférieur du Gebel el Qatrani = « Fluvio-marine beds »). Quelques éléments supplémentaires ont été apportés par les descriptions successives de Schlosser (1911), Matsumoto (1923), Petronievics (1923) et Lehmann (1950). La description et la reconstitution d'Andrews (1906) restent la référence indispensable à la connaissance de *Moeritherium*. En particulier, la reconstitution d'Osborn (1936), la plus reprise dans les manuels, est moins exacte. Le foramen infra-orbitaire per-

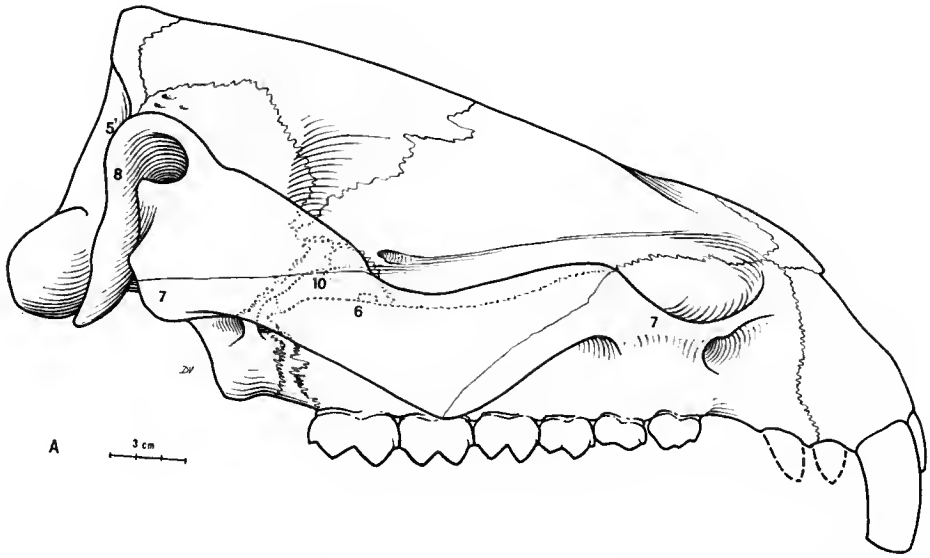
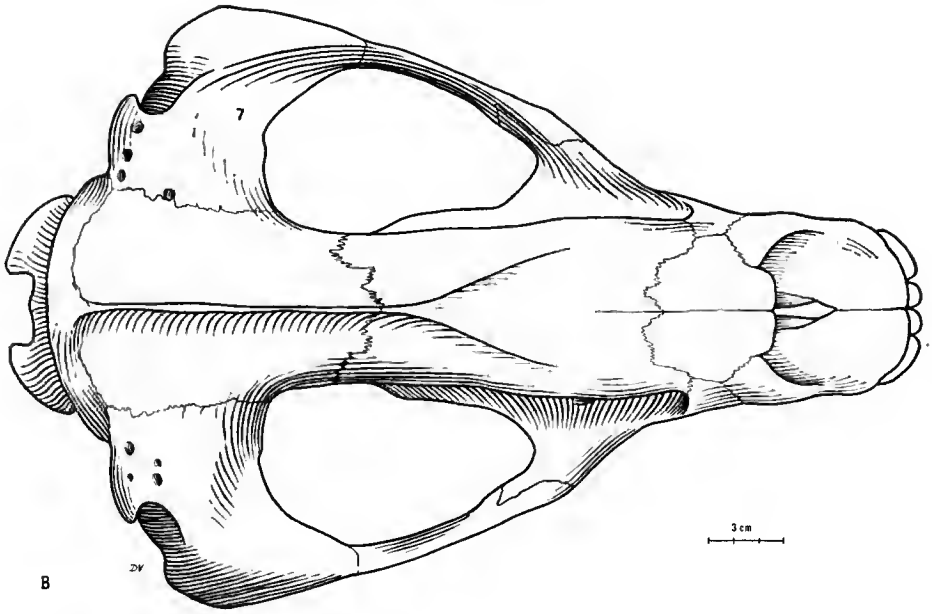
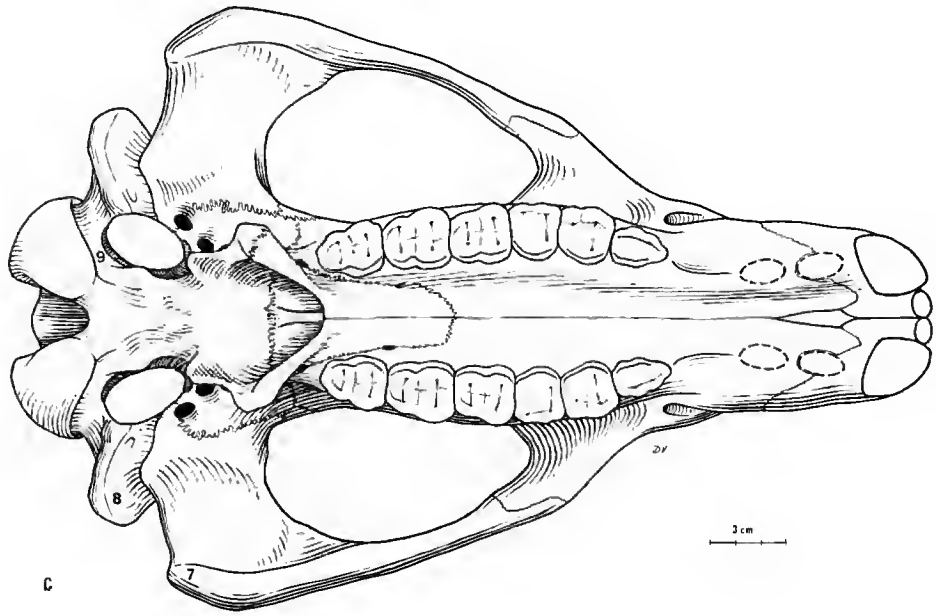


Fig. 9. — Reconstitution du crâne de *Moeritherium* de Dor el Talha (Libye). Les parties manquantes (museau, arcades zygomatiques, base du crâne) ont été reconstituées à partir des crânes M 8191, M 8875, M 8907, M 9225, M 10220 [BM(NH)], AM 13430 (AMNH) et 13093 (SMNS). La forme du tympanique est conjecturale. A, vue latérale ; B, vue supérieure ; C, vue inférieure. Les chiffres 5′ à 10 correspondent aux caractères de proboscidien attestés reconnaissables sur le crâne de *Moeritherium* [synapomorphies mentionnées sur la figure 12 ; voir légende de la figure 12 ainsi que pour les autres caractères non retenus ici (? 11, ? 12, ? 13)]. × 1/3.


7
3 cm
DV
B


9
8
7
DV
3 cm
C

çant le processus infra-orbitaire du maxillaire y est énorme et visible en vue dorsale, ce qui est erroné. L'examen du crâne de Dor el Talha m'a permis dans le chapitre précédent de préciser quelques points discutés ou de décrire certains traits jusqu'alors ignorés. Je les rappelle brièvement. Il n'y a pas de lacrymal devant ou dans l'orbite. Les foramens perçant dorsalement les squamosaux appartiennent au système vasculaire du *canalis temporalis*. Il existe vraisemblablement un contact fronto-squamosal, quoique réduit, dans la fosse orbito-temporale. Trou optique, fente sphénorbitaire et trou rond sont alignés sous une arête rectiligne qui part de l'orbite (*crista orbitotemporalis*). Le trou ethmoïdien, plus en avant, est légèrement décalé au-dessus de l'arête. L'orbitosphénoïde n'est pas réduit. Frontal et maxillaire forment la plus grande partie de la fosse. Il n'y a pas de processus ascendant du palatin. Ces caractères ont différentes significations phylogénétiques qu'il convient de préciser.

III. A — Historique

Moeritherium est généralement considéré comme l'ancêtre des proboscidiens. Pourtant, le problème de sa position phylogénétique lors de sa découverte a soulevé nombre de controverses. Récemment, le débat s'est renouvelé presque dans les mêmes termes qu'au début du siècle. L'inventeur de *Moeritherium*, Andrews, l'avait tenu comme étant dans l'ascendance directe des éléphants et des mastodontes : puis, lorsqu'il le découvrit associé à *Palaeomastodon* dans les couches de l'Oligocène inférieur du Fayoum (et non plus seulement à l'Éocène), il le tint seulement pour très proche du véritable ancêtre, sinon l'ancêtre même (Andrews, 1906). Une polémique s'engagea avec Osborn (1909) qui rapprocha *Moeritherium* des siréniens tandis qu'Andrews (1909) maintenait son genre parmi les proboscidiens. Osborn écrivait néanmoins à la fois que « *Moeritherium* is closer to the Sirenians and less close to the Proboscidea than has hitherto been supposed » et que « *Moeritherium* is an offshoot of the Proboscidea-Sirenian stock, with nearer kinship to the elephants, than to the Sirenians ». Une étude détaillée de Matsumoto, parue en 1923, convainquit Osborn (1921, 1936) qui plaça définitivement *Moeritherium* dans l'ordre des Proboscidea. Préfigurant d'une certaine manière la taxonomie numérique, Matsumoto avait minutieusement comparé *Moeritherium* aux proboscidiens, aux siréniens et aux hyracoïdes. Il avait compté le nombre de caractères communs à *Moeritherium* et à chacun de ces groupes, et distingué ceux qui sont propres à *Moeritherium* et à chacun de ces groupes pris un à un de ceux qui sont aussi rencontrés dans les autres groupes. Matsumoto avait ainsi retenu chez *Moeritherium* 26 caractères en commun avec les hyracoïdes dont 4 seulement en commun avec les seuls hyracoïdes, et 17 caractères distincts des hyracoïdes. Il avait retenu d'autre part 16 caractères communs à *Moeritherium* et aux siréniens dont 2 seulement entre *Moeritherium* et les seuls siréniens et 34 caractères distincts des siréniens. Enfin il avait retenu chez *Moeritherium* 35 caractères en commun avec les proboscidiens dont 11 en commun avec les seuls proboscidiens. En conclusion, Matsumoto sélectionnait 23 caractères de type « particulier et pré-palaeomastodontes » et écrivait : « In my opinion *Moeritherium* is to be treated as a very archetypal member of the probosci-

deans as correctly stated by Andrews at the first. *Moeritherium* has many pre-Palaeomastodont characters. Consequently a presumed ancestral type of *Palaeomastodon* should resemble *Moeritherium* in many characters ». Pareillement, la même année, PETRONIEVICS (1923) écrivait que « the ancestry of *Moeritherium* to *Palaeomastodon* has become very probable » en retenant 35 ressemblances entre les deux genres contre 31 différences. Il ne s'agit pas ici de discuter chaque caractère invoqué par MATSUMOTO et PETRONIEVICS. Comme on peut s'y attendre, il est à noter que tous deux se sont évertués à préciser ressemblances et différences, sans toujours chercher à donner le sens de l'évolution des caractères (polarité) ni à traiter différemment caractères dérivés et caractères primitifs pour étayer leur conclusion phylogénétique. Mais, dans certains cas, MATSUMOTO avait donné une indication sur l'évolution des caractères. Et il reste qu'il a, sans toutefois en tirer toute la signification, indiqué un certain nombre de caractères morphologiques porteurs d'information phylogénétique — qui auraient pu le dispenser de faire ce fastidieux décompte des caractères. Curieusement, de l'avalanche de caractères morphologiques provoquée par MATSUMOTO, OSBORN (1936) n'en retint qu'un pour classer *Moeritherium* parmi les proboscidiens : l'agrandissement des incisives (I^2_2) évoquant l'ébauche de défenses. OSBORN concluait abruptement « there the resemblance ends ».

Tout au long de ces prises de position, rapidement résumées, ce sont bien évidemment les caractères pouvant être dus à la vie semi-aquatique de *Moeritherium* (et dont on imaginait mal qu'ils aient pu être ceux d'un proboscidien) qui ont pesé dans la controverse : crâne bas et allongé, trou auditif haut placé auxquels on ajoutait la position des narines, tenues pour rétractées, ainsi que la position antérieure des orbites sans qu'un lien direct avec la vie aquatique ait été démontré. Le problème était de savoir si lesdits caractères étaient des caractères de sirénien (animaux adaptés à la vie aquatique) ou bien convergents en fonction de cette adaptation.

En 1945, SIMPSON entérina l'avis final d'OSBORN (1936) qui fut repris dans tous les manuels. Il fallut attendre plus de vingt ans pour que ROMER (1968) reprenne le problème de la classification de *Moeritherium*. Un temps de réflexion était nécessaire, écrivait-il, pour déterminer son appartenance systématique. Auparavant, en 1964, SIMONS (voir TOBIEN, 1971, 1976) avait fait connaître un squelette presque complet de *Moeritherium*. Allongé, aux membres courts, avec des proportions très différentes de celles des proboscidiens, ce squelette pouvait être effectivement celui d'un animal aquatique ou semi-aquatique. TOBIEN (1971, 1976) rapprocha d'abord *Moeritherium* des siréniens — essentiellement d'après le squelette post-crânien — puis le plaça plus généralement parmi les Paenungulata. Plus récemment, TOBIEN (1978) écrit : « So far the molar structure is concerned the relationship between *Moeritherium* and *Palaeomastodon*, *Phiomia* and the later mastodonts is rather remote ». Ce point de vue est partagé par COPPENS et BEDEN (1978) qui écrivent : « For the present we may simply include (this enigmatic group) as Moeritheriidae : Proboscidea, Sirenia or Desmostylia *incertae sedis* ». Auparavant, MCKENNA (1975) avait classé *Moeritherium* dans les proboscidiens et l'ensemble Proboscidea, Sirenia, Desmostylia dans son mirordre Tethytheria. Au contraire, SAVAGE (1976) avait fait des Moeritherioidea le groupe frère des Sirenia. Dernièrement, j'ai montré (TASSY, 1979) que *Moeritherium* pouvait être inclus dans les proboscidiens, étant le groupe frère de l'ensemble deinothères + éléphantoïdes, à l'issu de l'analyse cladistique que je détaille ci-après.

III. B — Analyse cladistique des caractères crâniens

L'analyse cladistique des caractères crâniens de *Moeritherium* fondée non seulement sur le crâne de Dor el Talha mais sur tous les autres crânes ou fragments crâniens importants connus à ce jour (au British Museum (N.H.) : M 8898, M 8904, M 8906, M 8907, M 8914, M 9225, M 10220, M 12068 et moulages M 8191, M 8192, M 8875 ; à l'American Museum of Natural History : AM 13430 et AM 13432 ; à Stuttgart 13093 et un crâne non numéroté) m'a permis de distinguer plusieurs synapomorphies entre *Moeritherium* et les éléphantoïdes (éléphants et mastodontes). Les premières vues d'Andrews sont ainsi confirmées mais sur des critères différents. Les synapomorphies concernent essentiellement la fosse orbito-temporale, l'arcade zygomatique, le trou auditif externe, les foramens de la base du crâne (passage du nerf XII), le périotique et peut-être l'orifice ventral du *canalis temporalis*. Ce ne sont donc pas les caractères éléphantins les plus spectaculaires : pas de recul des fosses nasales, pas d'extension des prémaxillaires, pas d'élévation du crâne ni de pneumatisation ; quant à savoir si les I_2^2 sont les homologues des défenses, j'y reviendrai plus loin.

III. B.1 — **Synapomorphies** *Moeritherium* — **éléphantoïdes**

a — *Fosse orbito-temporale*

Le palatin n'apparaît pas dans la fosse orbito-temporale, ce qui est dû à la disparition du processus ascendant du palatin (*processus orbitalis*). De ce fait, il existe une longue suture fronto-maxillaire dans la fosse (fig. 4, 5 et 9). Ce caractère est visible sur le crâne de Dor el Talha et sur le crâne de *Moeritherium trigodon* AM 13430, AMNH. C'est un caractère apomorphe partagé par *Moeritherium* et les éléphantoïdes. L'état plésiomorphe, largement répandu chez les Mammifères et particulièrement les ongulés primitifs, est le suivant : le *processus orbitalis* du palatin est visible dans la fosse orbito-temporale où il est logé entre le frontal et le maxillaire et bordé postérieurement par l'alisphénoïde et l'orbitosphénoïde. Cet état persiste chez les sirèniens, quoique le processus soit réduit chez le genre *Dugong*. Un palatin pourvu d'un *processus orbitalis* existe chez les hyracoïdes. La disparition du palatin de la fosse orbito-temporale n'avait pas été remarquée auparavant ; elle me semble significative, dans la mesure où la comparaison extra-groupe montre qu'il s'agit d'une disposition particulière et vraisemblablement héritée d'un ancêtre commun aux éléphantoïdes et à *Moeritherium*.

Les autres éléments de la fosse orbito-temporale qui rapproche *Moeritherium* des éléphantoïdes sont moins nets. Dans la fosse, le pariétal s'amincit vers le bas et ne semble pas toucher l'alisphénoïde, laissant au contraire frontal et squamosal rentrer en contact (fig. 4, 6 et 9). J'ai déjà souligné que l'état du fossile ne permettait pas d'être absolument affirmatif. L'état des autres crânes connus n'apporte pas d'élément supplémentaire et Petronievics (1923), sur le crâne M 9925 (BMNH) nommé par lui *Moeritherium ancestrale*, avait envisagé les deux contacts possibles ; il est exact que la conservation des parois latérales ne permet pas de trancher. Sur le crâne de Dor el Talha, il reste que l'état de la surface osseuse permet d'opter plutôt pour un contact fronto-squamosal. Ce contact correspond

à un état apomorphe des relations des os de la fosse temporale, partagé par les éléphantoïdes chez lesquels la suture fronto-squamosale est beaucoup plus longue. L'état plésiomorphe est connu chez de nombreux groupes dont les insectivores, *Galaeopithecus*, les primates, les ongulés primitifs [arctocyonidés, mioclaenidés (*Pleuraspidotherium*) — voir Russell (1963)], chez des artiodactyles y compris les formes primitives [*Cebochœrus*, *Acotherulum* figuré par Sudre (1977)] et chez les hyracoïdes. Dans tous ces cas on observe une suture entre le pariétal et l'alisphénoïde. Chez les siréniens, il existe un contact réduit (moins d'un centimètre) entre pariétal et alisphénoïde. Il peut même arriver qu'il y ait contact ponctuel entre les 4 os : pariétal, frontal, alisphénoïde et squamosal. Une telle réduction du contact pariéto-alisphénoïde peut être considérée comme une synapomorphie entre siréniens, *Moeritherium* et éléphantoïdes. L'état le plus apomorphe du caractère est le type de suture squamoso-frontale longue des éléphantoïdes. Chez les périssodactyles, il existe également une suture entre frontal et squamosal (convergence). On observe aussi le même contact, par convergence, pour des raisons tout à fait autres, chez les cétacés.

Le crâne de Dor el Talha est le premier crâne de *Moeritherium* dont les foramen orbito-temporaux sont aussi bien conservés (fig. 6). Leur disposition rappelle d'une certaine manière celle qui est connue chez les éléphantoïdes mais dans un état plus plésiomorphe. Chez les éléphantoïdes, la fosse orbito-temporale se caractérise par un télescopage antéro-postérieur des os participant à sa formation et en particulier l'orbitosphénoïde réduit à un long processus. Les os du fond de la fosse temporale (frontal, orbitosphénoïde, alisphénoïde) ont ainsi un aspect feuilleté. La compression est telle que les foramens sont contigus et ne sont pas visibles en vue latérale. Cette disposition des trous du fond de la fosse orbito-temporale a été bien figurée chez un jeune *Elephas maximus* par Gregory (1903, fig. 4, p. 393). La morphologie du fond de la fosse orbito-temporale n'est évidemment pas comparable chez *Moeritherium* qui présente par rapport à la disposition décrite chez les éléphants un état plésiomorphe avec — en outre — un allongement remarquable du crâne. L'orbitosphénoïde est relativement vaste et allongé. Le trou optique (*foramen opticum*), à l'inverse des éléphants, est situé en avant de la fente sphénorbitaire (*foramen sphenorbitale*) et non juste au-dessus. On peut néanmoins comparer l'alignement sous la *crista orbitotemporalis* des trous optique, sphénorbitaire et rond à celui que l'on observe chez les éléphantoïdes. Le recul du trou optique au voisinage de la fente sphénorbitaire serait ébauché chez *Moeritherium*. Il s'ouvre sous la *crista orbitotemporalis* et la suture orbito-alisphénoïde et non au centre de l'orbitosphénoïde. La disposition plésiomorphe du trou optique situé vers l'avant de l'orbitosphénoïde un peu au-dessus du foramen ptérygo-palatin (*foramen sphenopalatinum*) persiste chez les siréniens. Pour ce caractère (position du trou optique), *Moeritherium* correspondrait à un stade apomorphe du morphocline par rapport aux siréniens et plésiomorphe par rapport aux éléphantoïdes. Les autres foramens de la fosse temporale ne sont pas signes d'affinités étroites de *Moeritherium* par rapport aux éléphantoïdes. Le trou rond (*foramen rotundum*) et la fente sphénorbitaire sont séparés selon une disposition que l'on observe à la fois chez les siréniens et les éléphantoïdes. Pour Starck (1967), le trou rond se sépare secondairement de la fente sphénorbitaire. Les deux foramens ne sont pas dissociés chez *Pleuraspidotherium* décrit par Russell (1963) ainsi que chez *Hyopsodus* décrit par Gazin (1968). En revanche, Gazin (1965) décrit un trou rond situé postéro-ventralement à la fente sphénorbitaire chez *Meniscotherium* ; une telle disposition est décrite par Russell (1963) chez *Arctocyon* et *Arctocyonides*. Quoi qu'il en soit, la séparation

du trou rond et de la fente sphénorbitaire est plésiomorphe à l'intérieur de l'ensemble Sirenia + Proboscidea. D'autre part, le trou rond s'ouvre au-dessus de l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde. La présence d'un canal de l'alisphénoïde chez *Moeritherium* et les éléphantoïdes est un caractère plésiomorphe à l'intérieur de l'ensemble Proboscidea + Sirenia. Son absence chez les lamantins et dugongs actuels est un caractère apomorphe. Chez les siréniens, un canal de l'alisphénoïde est présent chez les formes primitives, dès *Prorastomus*. Il disparaît au moins deux fois indépendamment (Savage, 1976).

Dans la fosse orbito-temporale, le foramen le plus dorsal peut s'interpréter comme le foramen ethmoïdien (*foramen ethmoideum*) des éléphantoïdes dans la mesure où il s'ouvre au même endroit (dans le frontal, près de la suture fronto-orbitosphénoïde). Éloigné du trou optique, il a, de ce point de vue, une position plésiomorphe par rapport aux éléphantoïdes chez lesquels le foramen ethmoïdien est contigu au trou optique en raison de la compression antéro-postérieure de la fosse. Il n'y a pas de foramen ethmoïdien chez les siréniens (caractère apomorphe). Chez *Arctocyon* et *Arctocyonides*, Russell (1963) a décrit un « foramen cranio-orbitaire » proche du foramen ethmoïdien. Il n'y a pas d'autre foramen dans cette région chez *Moeritherium* ni chez les éléphantoïdes.

En dernier lieu, un foramen plus ventral s'ouvre probablement chez *Moeritherium* à la suture fronto-maxillaire, en bas et en avant du foramen optique, bien que cette région soit trop mal conservée pour que l'on soit affirmatif. Il semble bien que l'arrondi de la cassure (visible des deux côtés) corresponde au rebord d'un foramen. De par sa situation, il s'agirait d'un foramen ptérygo-palatin (*foramen sphenopalatinum*). Sa persistance (bien que le *processus orbitalis* du palatin ait disparu) doit être considérée comme un caractère plésiomorphe. Ce foramen a disparu chez les éléphantoïdes. Il existe chez les ongulés primitifs [condylarthres décrits par Russell (1963) : *Arctocyon*, *Arctocyonides*, *Pleuraspidotherium* et Gazin (1965, 1968) : *Meniscotherium*, *Hyopsodus*].

De cet ensemble, je retire que l'alignement, sous la *crista orbitotemporalis* et la suture orbito-alisphénoïde, du trou optique avec la fente sphénorbitaire est peut-être une synapomorphie à un premier stade d'évolution, entre *Moeritherium* et les éléphantoïdes. Ces derniers présentent, pour ce caractère, l'état le plus apomorphe du morphocline avec réduction de l'orbitosphénoïde et contiguité des foramens. Il reste que, dans l'ensemble, la disposition des foramens de la fosse orbito-temporale de *Moeritherium* est primitive par rapport aux éléphantoïdes.

En conclusion, en ce qui concerne la morphologie de la fosse orbito-temporale, la disparition du *processus orbitalis* du palatin est le caractère qui apparente indéniablement *Moeritherium* aux éléphantoïdes.

b — *Arcade zygomatique*

Moeritherium présente une disposition de l'arcade zygomatique comparable à celle des éléphantoïdes et qui peut être tenue pour une synapomorphie. Elle intéresse de surcroît tous les constituants de l'arcade (fig. 9). En premier lieu, comme l'a observé Matsumoto (1923), l'orbite s'ouvre non pas dans le jugal mais dans le maxillaire, à l'inverse des Mammifères en général et des ongulés primitifs en particulier. Chez *Moeritherium* l'orbite est bordée latéralement par un fort processus infra-orbitaire du maxillaire (*processus zygomaticus*) où s'accroche postérieurement le jugal qui ne forme pas le rebord latéral de l'orbite.

Dans la disposition plésiomorphe, l'orbite est fermée antéro-ventralement par le jugal et antéro-dorsalement par le lacrymal. Cette disposition persiste chez les siréniens. Mais il est intéressant de noter que la branche orbitaire du jugal est relativement amincie chez les siréniens (y compris *Prorastomus* sur le crâne 44897 BM(NH) dont la région orbitaire fendillée reste néanmoins difficile à interpréter) ainsi que, dans une moindre mesure, chez les hyracoïdes. Chez le condylarthre ptériptychidé *Pteriptychus* (crâne AM 27601, AMNH) le jugal est également réduit et aminci à l'avant. Mais, dans tous ces cas, le jugal ferme toujours latéralement l'orbite. D'autre part, chez *Moeritherium*, la racine du processus infra-orbitaire du maxillaire est étirée antéro-postérieurement et la surface d'insertion pour le jugal située en deçà de l'orbite, bien visible sur le spécimen M 8191 (BMNH), est assez vaste. La surface de suture est plus réduite chez les éléphantoïdes en fonction de la compression antéro-postérieure du crâne. Pour cette raison l'arcade zygomatique est elle-même proportionnellement plus courte chez les éléphants. Plus en arrière, l'insertion du jugal sur le squamosal (*processus temporalis* du jugal) se prolonge, comme chez les éléphantoïdes, jusqu'au bord postérieur de la fosse glénoïde (*fossa mandibularis*), ce qui constitue une synapomorphie (observée par Matsumoto). Chez divers ongulés primitifs (*Loxolophus*, *Meniscotherium*, *Hyopsodus*), chez les siréniens, le jugal ne dépasse pas vers l'arrière la fosse glénoïde (disposition plésiomorphe). Le caractère apomorphe existe aussi chez les hyracoïdes, apparu dans ce cas par convergence. En dernier lieu, la branche zygomatique du squamosal (*processus zygomaticus*) de *Moeritherium* et des éléphantoïdes est très développée vers l'extérieur. La partie crânienne (écaille) du squamosal est gonflée et le squamosal monte haut vers le sommet du crâne. Du fait de l'élévation secondaire du crâne des éléphantoïdes, la partie crânienne du squamosal paraît moins massive que chez *Moeritherium*, mais chez ce dernier et chez les éléphantoïdes la dilatation latérale du squamosal surplombe le trou auditif externe en prolongeant le pariétal. Chez les siréniens le squamosal est également très développé, mais la branche zygomatique est étirée verticalement et non latéralement. Dans son état plésiomorphe, le squamosal est gracile et peu élevé (ongulés primitifs comme *Loxolophus*). Chez le sirénien *Prorastomus* la branche zygomatique du squamosal est d'un type primitif : elle est relativement gracile et moyennement développée verticalement. Cette dilatation vers le haut, à l'inverse des autres siréniens, se place en avant du trou auditif externe et non sur toute la longueur du *processus zygomaticus*. On voit en vue postérieure (fig. 10) qu'un tel développement transforme moins la disposition primitive du squamosal que chez les proboscidiens. Le développement vertical du *processus zygomaticus* du squamosal des siréniens, ébauché chez *Prorastomus*, est donc différent de celui observé chez *Moeritherium* et les éléphantoïdes. Les desmostyliens possèdent un squamosal comparable à celui des siréniens. Il pourrait s'agir d'une synapomorphie ou, dans la mesure où *Prorastomus* est assez primitif de ce point de vue, d'une convergence. Il reste que dans tous ces groupes (rassemblés sous le nom de Tethytheria par McKenna, 1975) on observe une tendance au gonflement plus ou moins accentué et selon des modalités un peu différentes, du processus zygomatique du squamosal.

En conclusion, il apparaît que tous les éléments de l'arcade zygomatique sont comparables chez *Moeritherium* et les éléphantoïdes : développement du processus infra-orbitaire du maxillaire, relations du jugal avec le maxillaire et le squamosal, disposition du squamosal. On peut considérer qu'il s'agit là d'une synapomorphie complexe caractéristique des proboscidiens.

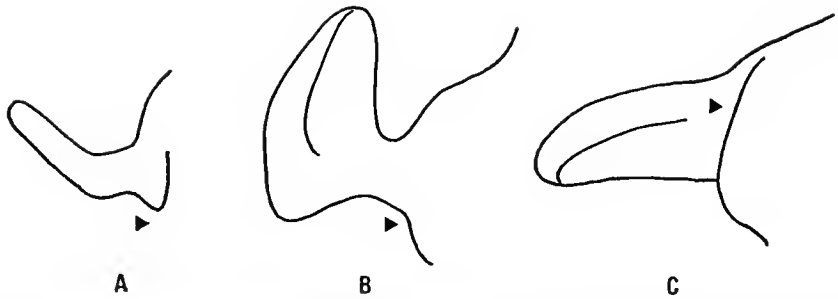


Fig. 10. — Arcades zygomatiques gauches en vue postérieure. La flèche indique la position du trou auditif externe. A, *Loxolophus* (AM 16343, AMNH) ; B, *Trichechus* actuel ; C, *Moeritherium*. (Non à l'échelle.)

c — *Trou auditif externe*

Le trou auditif externe visible en vue latérale est, en fait, l'orifice externe d'un conduit auditif creusé dans le squamosal. Il est bordé ventralement d'une part par la région glénoïdienne du squamosal et d'autre part par un prolongement post-tympanique, appartenant au squamosal, qui se rejoignent. Cette disposition existe aussi chez les éléphantoïdes. Mais comparée à ces derniers la région post-tympanique chez *Moeritherium* est relativement étroite. Chez les éléphants adultes, en outre, il y a véritable suture alors que chez *Moeritherium* — ainsi que *Palaeomastodon* et *Phiomia* — il y a plutôt contact. Ici encore, on peut relever une polarité dans l'évolution d'un caractère depuis *Moeritherium* jusqu'aux éléphants. Une telle fermeture osseuse du trou auditif externe apparaît dans d'autres groupes où elle est d'ailleurs assez variable (rhinocérotidés par exemple). Mais, du fait que le squamosal est par ailleurs de type proboscidien, je considère que la présence d'une région post-tympanique chez *Moeritherium* est une synapomorphie de proboscidien. Ce caractère avait d'ailleurs été observé par Andrews (1906). Le type plésiomorphpe (trou auditif externe ouvert ventralement) connu chez les ongulés primitifs persiste chez les siréniens.

Le trou auditif externe est haut placé, au-dessus du niveau des orbites. La position élevée du trou auditif externe avait été invoquée par Osborn (1909) pour démontrer l'adaptation à la vie aquatique ou semi-aquatique de *Moeritherium*, ce que Matsumoto (1923) avait contesté en soulignant que nombre de groupes d'ongulés terrestres possédaient un trou auditif externe haut placé relativement aux condyles. Mais je pense que c'est relativement aux orbites qu'il faut apprécier la position du trou auditif externe, le crâne étant orienté dans le plan occlusal (ou palatin). Dans ce cas, comme chez les éléphantoïdes, le trou auditif externe est haut placé, ce qui est évidemment une position originale. Cela est peut-être une synapomorphie liée à l'élévation de la partie postérieure du crâne par rapport à la face. Cette élévation a aussi pour résultat qu'en vue latérale les ailes ptérygoïdiennes de l'alisphénoïde bordant l'ouverture des choanes sont situées au-dessus du plan occlusal. Certains condylarthres, comme *Meniscotherium* décrit par Gazin (1965), présentent une telle disposition des ailes ptérygoïdiennes mais, dans ce cas, le trou auditif externe reste sous le niveau des orbites. Chez les siréniens le trou auditif externe est aussi

relativement élevé (à l'inverse des desmostyliens), mais l'extrémité ventrale des ailes ptérygoïdiennes descend plus bas que le plan occlusal (disposition plésiomorphe). La position haute du trou auditif externe probablement liée à une élévation de l'arrière-crâne est donc peut-être une synapomorphie entre *Moeritherium* et les éléphantoïdes ou entre siréniens et proboscidiens.

d — *Passage du nerf XII*

La base du crâne de *Moeritherium* est dépourvue de foramen condylien pour le nerf XII (*foramen hypoglossi*). Cette disparition est un caractère apomorphe, également observé chez les éléphantoïdes chez lesquels le nerf XII passe par le trou déchiré postérieur (*foramen metoticum*). Il y a également tendance à la disparition (mais irrégulière) du foramen condylien chez les siréniens actuels. Toutefois, le fait que chez les siréniens primitifs (*Prorastomus*, *Eotheroides*, *Protosiren*) un foramen condylien persiste, m'autorise à penser que sa disparition tardive chez les siréniens est due à une convergence. Il y a également un foramen condylien distinct chez les desmostyliens. Au contraire, le passage du nerf XII dans le trou déchiré postérieur chez *Moeritherium* et les éléphantoïdes peut être considéré comme une synapomorphie. Ce caractère avait été vu par Matsumoto (1923).

III. B.2 — **Autres caractères précédemment interprétés comme des caractères de proboscidien ou d'affinités incertaines**

a — *L'occipital*

Andrews (1906) avait considéré l'occipital de *Moeritherium* comme de type proboscidien. Les légers reliefs observés ressemblent au contraire à ceux qui sont présents chez les ongulés primitifs ainsi que chez les siréniens. L'écaille est creusée de deux concavités peu profondes de part et d'autre d'un relief médian (tubérosité nuchale) et fermées de chaque côté par un bombement peu saillant. Il n'y a pas trace de véritable fosse d'insertion profonde et munie d'une crête médiane aiguë pour un ligament nuchal développé telle qu'on l'observe chez les éléphantoïdes. En conséquence, la face occipitale de *Moeritherium* est d'un type primitif qui ne préfigure pas la disposition éléphantoïde.

b — *Le* canalis temporalis

J'ai déjà signalé les nombreux foramens perçant le sommet du crâne cérébral (foramens accessoires du *canalis temporalis*) qu'Andrews (1906) avait interprétés à tort comme étant l'ébauche de la forte pneumatisation crânienne typique des proboscidiens. Le système du *canalis temporalis* de *Moeritherium*, pourvu de nombreux foramens accessoires, est un caractère plésiomorphe qui persiste chez *Palaeomastodon* et *Phiomia* et disparaît chez les éléphantoïdes ultérieurs. On connaît un tel complexe temporal avec de nombreux foramens perforant le toit crânien (pariétal, squamosal et exoccipital) chez les divers groupes de condylarthres. Cette disposition existe encore chez de nombreux ongulés artiodactyles (cervidés, bovidés) et périssodactyles où le nombre des conduits secondaires est variable (quelquefois un seul) selon les espèces. Le canal temporal contient la *vena cerebralis dorsalis*, c'est une continuation du sinus transverse de la dure-mère ; les canaux vasculaires circu-

lant dans les conduits secondaires se raccordent au canal temporal. Le canal s'ouvre vers le bas par un foramen postglénoïdien (*foramen postglenoideum*). Chez les éléphants il n'y a ni foramen perçant le toit crânien, ni foramen postglénoïdien (caractère apomorphe). La base du crâne de *Moeritherium* est visible, quoique jamais bien conservée, sur quelques spécimens : crâne C 7867 (moulage M 8875 BMNH) décrit par Andrews (1906), crâne AM 13430 (AMNH) décrit par Matsumoto (1923), crânes M 9225 et M 10220 (BMNH). La base du crâne de *Moeritherium* est primitive en de nombreux traits. A l'inverse de la disposition éléphantine, *foramen ovale* et *foramen lacerum medium* sont séparés. On peut remarquer qu'ils ne sont malgré tout pas bien éloignés, mais c'est ce que l'on observe aussi chez les hyracoïdes. En outre, il existe un foramen situé latéralement au *foramen lacerum medium* et médialement par rapport à la fosse glénoïde du squamosal, que j'interprète comme un orifice ventral du *canalis temporalis* (pl. VI). Le véritable foramen postglénoïdien a disparu. Ce foramen ventral existe (pl. VI), en même position, sur le crâne M 8464 (BMNH) figuré par Andrews (1906) sous le nom de *Palaeomastodon* (?) *beadnelli* où le foramen est représenté mais non interprété, sur le crâne AM 13448 (AMNH) nommé *Phiomia minor* par Matsumoto (1924) ainsi que sur le crâne inédit de *Phiomia serridens* 12616 (SMNS). Le fait que ce foramen soit présent chez *Palaeomastodon* et *Phiomia*, dont le toit crânien est également percé de nombreux foramens accessoires du *canalis temporalis*, montre que les deux structures sont liées et que le foramen ventral est l'orifice du canal temporal. En outre, il est intéressant de noter que chez le chameau (*Camelus bactrianus*) le canal temporal s'ouvre dorsalement par un foramen qui perce le squamosal, latéralement par un foramen postglénoïdien et ventralement par un gros orifice situé médialement par rapport à la *fossa mandibularis* du squamosal [observation sur le crâne 11-1 (LPVPH)]. Ce foramen ventral est donc situé dans la même position que chez *Moeritherium*, *Palaeomastodon* et *Phiomia*. Il y a donc aussi ouverture d'un gros orifice ventral du canal temporal chez les proboscidiens primitifs et dont la taille est liée à l'importance du *canalis temporalis*. Corrélativement, il y a réduction du foramen postglénoïdien, peut-être due en l'occurrence au développement considérable des régions postglénoïdiennes et post-tympaniques du squamosal qui bordent ventralement le trou auditif externe. En première hypothèse on peut considérer que la réduction du *foramen postglenoideum* et le développement d'un orifice ventral du *canalis temporalis* représentent une synapomorphie de proboscidien. La perte du canal temporal et de ses annexes serait alors une synapomorphie pour l'ensemble des mastodontes (s.l.) + éléphants, c'est-à-dire tous les éléphantoïdes néogènes. Toutefois, VanderHoof (1937, fig. 10) a décrit chez *Desmostylus* un « posterior squamosal foramen » qui a la même position que l'orifice ventral du *canalis temporalis* de *Moeritherium*. S'il y a là véritablement homologie, cette disposition serait dans ce cas présente à l'origine des Tethytheria et aurait disparu au moins deux fois, chez les siréniens et chez les éléphantoïdes au Miocène, ainsi que vraisemblablement une troisième fois, chez les deinothères, puisque Harris (1973) ne décrit pas d'orifice du canal temporal chez *Prodeinotherium*.

e — *La région nasale*

Andrews (1906) et Matsumoto (1923) avaient interprété la région nasale de *Moeritherium* comme pouvant annoncer la structure proboscidienne et Andrews pensait même que *Moeritherium* possédait une petite trompe. Ces deux auteurs considéraient que les

narines externes étaient sensiblement rétractées chez *Moeritherium*. Mais, comparées à celles des éléphantoïdes, les fosses nasales sont primitives. La réduction des os nasaux, peu marquée chez *Moeritherium*, existe d'ailleurs à la fois chez les siréniens et les proboscidiens. MATSUMOTO (1923) ne croyait d'ailleurs pas, étant donné la position faciale des fosses nasales et le surplomb que faisaient les nasaux au-dessus des fosses, à l'existence d'une trompe chez *Moeritherium* mais plutôt à une lèvre supérieure préhensile comme chez les tapirs ou les artiodactyles *Alces* et *Saïga*. Il est à noter, d'autre part, que chez *Palaeomastodon* et *Phiomia* l'ouverture nasale se situe au-dessus des orbites, le crâne étant orienté dans le plan occlusal. Or, chez *Moeritherium*, elle se place en avant des orbites qui sont, par ailleurs, en position très antérieure (en avant des P^2) : il n'y a donc pas recul des fosses nasales. Les sutures osseuses de la face autour des fosses nasales sont visibles sur le museau M 8904 (BMNH), les crânes M 9225 et M 10220 (BMNH) et un crâne inédit non numéroté conservé à Ludwigsburg (SMNS) ; le contact naso-maxillaire est visible sur le crâne de Dor el Talha (à gauche, fig. 5). Il n'y a pas d'extension dorsale des prémaxillaires et donc pas de contact fronto-prémaxillaires. Il existe au contraire chez *Moeritherium* un contact naso-maxillaire, ce qui correspond à une disposition plésiomorphe chez les mammifères, en particulier les ongulés primitifs et les hyracoïdes. Chez les éléphantoïdes, du fait du recul et de la réduction des nasaux et de l'extension dorsale considérable des prémaxillaires, il existe une suture fronto-prémaxillaire (disposition apomorphe). Il est intéressant de constater que chez les siréniens les prémaxillaires sont également très étirés dorsalement et rentrent en contact avec les frontaux, y compris chez *Prorastomus*. Il y a là parallélisme et c'est chez *Moeritherium* (et les desmostyliens) que l'on peut observer la disposition primitive. La face et la région nasale de *Moeritherium* ne présentent donc rien de typiquement proboscidien.

d — *Le processus paroccipital de l'exoccipital*

MATSUMOTO (1923) avait observé que, ventralement, la fosse glénoïde du squamosal (*fossa mandibularis*) et le processus paroccipital de l'exoccipital étaient rapprochés et il avait considéré ce caractère comme un caractère de proboscidien. Il reste que le processus paroccipital, saillant chez *Moeritherium* (caractère plésiomorphe), est réduit à une bosse peu massive chez les éléphantoïdes. Cette réduction existe chez *Palaeomastodon* et *Phiomia*.

e — *La région auditive*

Dans la région auditive, le tympanique n'est préservé sur aucun des crânes de *Moeritherium*. Mais, étant donné sa configuration, le tympanique devait être plus proche de celui d'un type primitif que de celui, dérivé, des éléphantoïdes. En effet, une « bulle » massive, très ossifiée comme celle des éléphants se serait fossilisée sur les quelques crânes dont la base est préservée au moins en partie. Seule la région la plus latérale en arrière du squamosal est parfois conservée (crâne AM 13430, AMNH, pl. VI). Elle est allongée entre le squamosal à l'avant et le processus paroccipital de l'exoccipital à l'arrière, ce qui est peut-être une disposition dérivée. A son extrémité latérale se trouve le foramen stylomastoïdien (*foramen stylomastoideus*). En revanche, l'absence d'apophyse mastoïde proprement dite est un caractère significatif, apomorphe, que l'on retrouve chez les éléphants. Chez les siréniens la mastoïde ne forme pas non plus d'apophyse mais elle apparaît à l'angle postéro-

latéral du crâne dans une fenêtre creusée entre le squamosal et l'exoccipital. Une apophyse mastoïde est présente chez les desmostyliens (VANDERHOOF, 1937). C'est chez ces derniers que l'on observe la morphologie la plus proche de celle des ongulés primitifs qui sont « mastoïdiens ». On peut envisager un morphocline allant dans le sens de la réduction de la *pars mastoidea* du périotique : présence d'une apophyse mastoïde (desmostyliens) puis réduction de l'apophyse et *pars mastoidea* visible seulement sur la face occipitale (siréniens) et enfin disparition de la *pars mastoidea* de la face externe du crâne, c'est-à-dire « amastoïdie » (*Moeritherium* et éléphantoïdes). En revanche, on a vu que chez *Moeritherium* l'exoccipital est creusé intérieurement pour recevoir une bulle correspondant à la partie postérieure du périotique. Il pourrait s'agir d'une dilatation de la partie postéro-interne de la *pars petrosa* qui serait propre à *Moeritherium* (caractère autapomorphe). S'il s'agissait de la *pars mastoidea*, celle-ci aurait une orientation postérieure, et non pas externe, tout à fait originale. Il y aurait dans ce cas réduction de cette bulle chez les éléphantoïdes ou bien parallélisme entre *Moeritherium* et les siréniens, encore que chez ces derniers la *pars mastoidea* est bien dirigée vers l'extérieur. Chez les éléphantoïdes il reste que la *pars mastoidea* du périotique s'appuie sur l'exoccipital mais n'a pas la forme d'une bulle ; l'exoccipital n'est pas non plus creusé. J'opte plutôt pour l'hypothèse (pl. V, 2) d'une dilatation de la *pars petrosa* chez *Moeritherium* (caractère autapomorphe). D'autre part, le périotique des siréniens se distingue de celui de *Moeritherium* par un *tegmen tympani* gonflé, typique. SAVAGE (1976) a d'ailleurs fait remarquer que le sirénien primitif *Prorastomus* ne présentait pas toutes les spécialisations de la région auditive propres aux autres siréniens. D'après cet auteur, le *tegmen tympani* du périotique de *Prorastomus* est plésiomorphe. En revanche, l'ossification du tympanique rappelle celle des autres siréniens. Il n'y a donc pas de caractère de sirénien dans la région auditive de *Moeritherium*. En conclusion, il semble bien que la disparition de la mastoïde de la surface du crâne soit le seule synapomorphie dans la région auditive entre *Moeritherium* et les éléphantoïdes. *Moeritherium* possédait en outre quelques caractéristiques propres qu'il serait intéressant d'observer sur un meilleur matériel.

f — *L'agrandissement des incisives* (I_2^2)

En dernier lieu, MATSUMOTO (1923) reprend l'hypothèse d'ANDREWS (1906) selon laquelle les I_2^2 agrandies de *Moeritherium* sont les homologues des défenses des éléphantoïdes. C'est d'ailleurs ce seul caractère qu'OSBORN (1936) avait sélectionné pour faire de *Moeritherium* un proboscidien. L'homologie n'est pas impossible mais elle n'est pas véritablement démontrée. ANTHONY (1933) avait rejeté cette homologie mais son interprétation des incisives des proboscidiens ne me semble pas correspondre non plus avec les observations que j'ai faites, en particulier sur des crânes juvéniles de différents mastodontes et chez *Moeritherium*.

Chez l'adulte de *Moeritherium*, I^1, I^2 et I^3 sont présentes sur le crâne. I^2 est la plus développée. Elle fait éruption tardivement, juste avant la sortie des M^3. ANDREWS (1906, pl. VII-VIII) a précisément figuré le crâne C 7867 (moulage M 8875, BMNH) avec P^2-M^2 en fonction et dont la M^3 n'a pas fait éruption. Sur ce crâne les I^2 sont en éruption. A la mandibule, il n'y a que deux incisives qui sont interprétées, à la suite d'ANDREWS (1906), comme I_1 et I_2 étant donné leur position par rapport à la symphyse. La I_3 aurait donc

disparu. Cette interprétation suppose qu'il n'y a pas eu de déplacement vers la symphyse des incisives. L'incisive la plus latérale (interprétée comme I_2) fait éruption, comme la I^2, juste avant la sortie de la M_3. Une mandibule inédite conservée à Ludwigsburg (SMNS, sans n°, fig. 11) présente à chaque demi-mâchoire une incisive médiale fraîche (émail bourgeonné non entamé latéralement) et une incisive latérale présentant une facette d'usure. Cette dernière incisive (que j'interprète comme l'incisive de lait) est suivie postéro-médialement du germe de l'incisive de remplacement (incisive définitive). Les dents jugales sont sorties à l'exception de la P_2 qui est en éruption et de la M_3 dont le germe visible sur le spécimen a été disséqué. Il est donc attesté que les défenses de *Moeritherium* sont des incisives définitives et vraisemblablement les I_2^2.

Chez les éléphants actuels, on sait qu'une petite incisive supérieure, dite de lait, précède la défense proprement dite. Certains pensent qu'il y a véritable remplacement dentaire d'une incisive de lait par une incisive définitive (Sykes, 1971) ; d'autres (Anthony, 1933), qu'il y a succession de deux dents de lait : Il^2 (dite incisive temporaire) et Il^3 (la défense définitive). Chez les mastodontes et gomphothères j'ai pu observer quelques cas (individus jeunes) où les deux incisives sont associées. Il y a une petite défense, comparable à celle des éléphants, qui tombe très vite et une autre plus médiale qui est la défense définitive et qui se forme un peu après la petite incisive. Le problème est de savoir si elles appartiennent à la même dentition. Les dents de remplacement ne sont pas, en général, véritablement situées dans le prolongement de la dent de lait. Au contraire, le germe de a dent de deuxième dentition peut être contigu à la racine de la dent de première dentition. De telle sorte qu'on ne peut abandonner, dans ce cas, l'hypothèse du remplacement d'une dent de lait par une dent définitive en ce qui concerne les deux incisives des mastodontes et éléphants. De toute manière, la défense définitive ne peut être la Il^3 comme le prétend Anthony (1933) puisqu'elle est médiale par rapport à la petite incisive. Il y a donc cinq interprétations possibles des incisives supérieures des éléphantoïdes (un astérisque désigne la défense définitive) :

Il^1 - - - - I^{1*}
Il^2 - - - - I^{2*}
Il^3 - - - - I^{3*}
Il^{1*} - - - Il^2
Il^{2*} - - - Il^3

Les trois premières solutions représentent l'hypothèse d'un remplacement dentaire, les deux dernières supposent que les deux incisives appartiennent à la première dentition. La précocité de leur apparition est un argument pour cette dernière interprétation. On ne doit pas s'étonner que les importantes défenses (à croissance continue) des éléphants puissent être des dents de lait. Moss-Salentijn (1978) a montré que chez les rongeurs et les lagomorphes les incisives à croissance continue appartiennent à la première dentition. D'autre part, l'incisive latérale étant située très près de la suture prémaxillo-maxillaire, on pourrait opter pour les deux solutions suivantes : Il^3-I^{3*} ou bien Il^{2*}-Il^3. Dans ce cas, les défenses des éléphantoïdes ne seraient pas les homologues de celles de *Moeritherium*. Mais une translation des dents dans le prémaxillaire a pu avoir lieu, de telle sorte que leur position ne serait pas significative. Seule la deuxième solution ci-dessus (Il^2-I^{2*}) permet d'avancer l'hypothèse de l'homologie. Mais il y aurait alors renversement

de tendance dans l'éruption de la défense définitive : tardive chez *Moeritherium*, précoce chez les éléphantoïdes.

La mandibule des éléphants est dépourvue d'incisive. Mais à l'origine du groupe il y a deux incisives comme sur le crâne. La petite incisive latérale disparaît très tôt. L'incisive définitive, dont le germe est médial par rapport à la racine de la petite incisive temporaire se met en place précocement alors que les molaires définitives (d'abord la M_1) ne sont pas sorties. Pour les défenses inférieures des éléphants les cinq interprétations possibles sont les suivantes :

Il_1 - - - - I_1^*
Il_2 - - - - I_2^*
Il_3 - - - - I_3^*
Il_1^* - - - - Il_2
Il_2^* - - - - Il_3

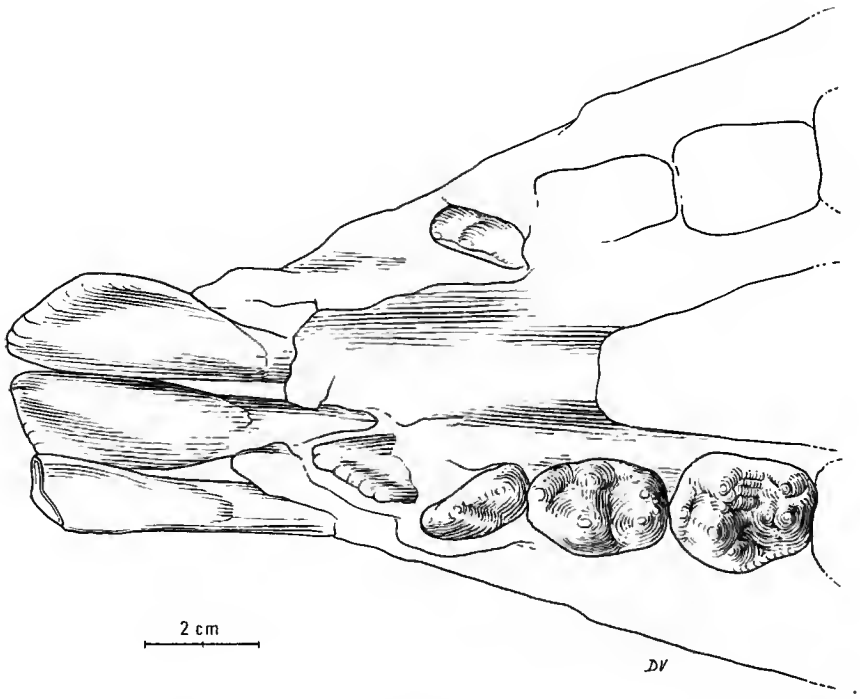


Fig. 11. — Mandibule de *Moeritherium*, Fayoum (SMNS, sans numéro) : détail de la région symphysaire montrant la mise en place de I_2 postéro-médialement à Il_2. × 3/4.

Si l'on n'envisage pas la translation possible des dents, on peut retenir trois solutions :

Il_1 - - - - I_1^*
Il_2^* - - - - I_2^*
Il_1^* - - - - Il_2

Ces trois hypothèses impliquent que la disparition de l'incisive latérale (I_3 ou II_3) est une synapomorphie entre *Moeritherium* et les éléphantoïdes. En revanche, seule la solution II_2-I_2^* supporte l'homologie entre les défenses inférieures définitives de *Moeritherium* et celles des éléphantoïdes. Là encore il y aurait renversement de tendance dans l'éruption de la défense (réversion) : tardive chez *Moeritherium* et précoce chez les éléphantoïdes. On peut difficilement concevoir que le retard d'éruption de l'incisive définitive de *Moeritherium* (juste avant M_3) soit un caractère plésiomorphe. On peut envisager au contraire que ce retard d'éruption est un premier stade de résorption de la I_2^2. Auquel cas cette dent ne serait pas l'homologue de la défense des éléphantoïdes.

Il est donc délicat de trancher en ce qui concerne le problème de l'homologie de la défense des éléphantoïdes et de *Moeritherium*. Si la défense des éléphantoïdes n'est pas la I_2^2, il y a convergence dans l'agrandissement d'une incisive dans les deux taxons. Si la défense des éléphantoïdes est la I_2^2, il y a réversion dans le mode d'éruption de cette dent. Cette dernière solution est peut-être la plus économique si l'on tient compte de l'hypothèse, étayée par ailleurs, selon laquelle *Moeritherium* est apparenté aux éléphantoïdes (mais ceci n'est pas déterminant), et dans la mesure où chez les éléphants le mode de croissance tellement dérivé, non seulement des incisives mais aussi du crâne tout entier, pourrait expliquer cette réversion. Le même problème se pose d'ailleurs pour l'interprétation de la défense des dugongs et, récemment encore, Domning (1978) qui la tient pour « presumably I^2 » n'est pas affirmatif.

III. B.3 — **Caractères autapomorphes de *Moeritherium* : la région orbitaire**

Le crâne de *Moeritherium* présente quelques particularités qui peuvent servir de critères de monophylie pour le genre.

La position avancée de l'orbite au-dessus des prémolaires et non des molaires est un caractère également partagé par les siréniens et les desmostyliens. A mon avis, c'est un caractère apomorphe de Tethytheria (*sensu* McKenna, 1975). La position plus reculée de l'orbite des éléphantoïdes serait secondaire, due au retrait des fosses nasales et à l'extension des prémaxillaires liés à l'apparition d'une trompe. Mais *Moeritherium* possède des orbites situées en avant de la première dent jugale (P^2). C'est l'état le plus apomorphe du morphocline. Il y a parallélisme chez les siréniens actuels car chez les siréniens primitifs (*Prorastomus* et *Protosiren*), l'orbite n'est pas aussi avancée.

La question de l'existence d'un lacrymal chez *Moeritherium* a posé quelques problèmes aux auteurs qui l'ont abordée. Andrews (1906) n'en a pas observé mais dans un cas, écrit-il, il y a au bord de l'orbite un petit tubercule dont on peut présumer qu'il est sur le lacrymal — mais il n'y a pas de preuve de l'existence d'un foramen lacrymal (c'est le spécimen M 8904 BMNH). Petronievics (1923) n'a pas observé de lacrymal et Matsumoto (1923) non plus. Or sur le crâne AM 13432 (AMNH) étudié par Matsumoto, il y a un foramen devant l'orbite et qui est figuré par Osborn (1936, fig. 42). Je ne pense pas que ce foramen soit d'origine. Il n'y a d'ailleurs pas de suture osseuse délimitant un éventuel lacrymal. Matsumoto écrivait précisément que, sur ce crâne, « no undoubted lacrymal is observed ». Sur le spécimen de Dor el Talha il n'y a ni suture ni foramen lacrymal. Il n'y a pas de place non plus pour un lacrymal à l'intérieur de l'orbite sur aucun des spécimens observés : M 8192, M 8875 (moulages), M 8904, M 9225, M 10220 et M 12068 (BMNH). Il y a donc dis-

parition du lacrymal chez *Moeritherium* (ou fusion précoce avec les autres os de sorte qu'aucune suture n'est visible). C'est un caractère autapomorphe. Le lacrymal est régressé chez les éléphantoïdes et les siréniens mais non pas absent. Il y a même à l'état adulte un foramen lacrymal chez les siréniens primitifs et les éléphantoïdes primitifs. Chez le fœtus de l'éléphant d'Afrique, Eales (1926) a décrit un foramen lacrymal vestigial. Cette disparition du foramen lacrymal est peut-être un indice de vie aquatique, encore que les siréniens primitifs chez lesquels il persiste étaient parfaitement adaptés à la vie aquatique et que les éléphants n'ont pas de canal lacrymal. De ce point de vue, il est curieux que dans sa monographie sur l'os lacrymal, Gregory (1920) ait écrit « the lacrymal region of *Moeritherium* is far more primitive than that of *Palaeomastodon* and, in connection with other evidence, it supports the view that *Palaeomastodon* was derived from a *Moeritherium*-like stage ». La région lacrymale me paraît au contraire spécialisée et, sur ce seul caractère, *Moeritherium* ne peut être situé dans l'ascendance des proboscidiens du Fayoum.

III. B.4 — **Ressemblances entre *Moeritherium* et les siréniens : caractères plésiomorphes et convergences**

La ressemblance générale qu'on peut observer entre un crâne de *Moeritherium* et celui des siréniens est due à quelques convergences à partir d'un type primitif. Le crâne bas est un caractère d'ongulé primitif comme l'avait souligné Matsumoto (1923). La forme de l'occipital est également comparable à celle des divers condylarthres. J'ai déjà signalé que la position avancée de l'orbite était due à un parallélisme avec les siréniens actuels. Le crâne tubulaire est également dû à une convergence que l'on peut déceler par quelques petites différences. *Moeritherium* est pourvu d'une crête sagittale de type plésiomorphe (ongulés primitifs), alors que chez les siréniens on observe un carénage : bords latéraux droits, toit crânien aplati bordé de chaque côté par une crête latérale (disposition apomorphe). Mais, chez le sirénien primitif *Prorastomus*, s'il n'y a pas non plus de crête sagittale, le toit crânien est arrondi et il n'y a pas de carénage. D'autre part, il y a chez tous les siréniens un processus postorbitaire du frontal suivi d'une constriction postorbitaire (caractère plésiomorphe) ; au contraire chez *Moeritherium* le processus est excessivement réduit (apomorphie), ce qui accentue l'aspect tubulaire du crâne. Ce dernier trait apparaît également par convergence chez les desmostyliens chez lesquels le processus postorbitaire du frontal est plus réduit que chez les siréniens.

En dernier lieu, l'avancée des orbites fait que, en vue palatine, le processus infraorbitaire du maxillaire se situe à la moitié antérieure de la série dentaire et non à l'arrière (disposition apomorphe), à la différence des ongulés primitifs et des hyracoïdes. Une telle disposition existe bien chez les lamantins mais il s'agit encore d'une convergence car *Prorastomus* possède une denture en position avancée (plésiomorphe).

III. B.5 — **Conclusion**

La figure 12 illustre et résume les relations de parenté de *Moeritherium* fondées sur la reconnaissance des synapomorphies. C'est la solution la plus simple expliquant l'apparition des caractères morphologiques du crâne et le sens de leur évolution (morphocline). Les synapomorphies retenues entre *Moeritherium* et les éléphantoïdes permettent d'affir-

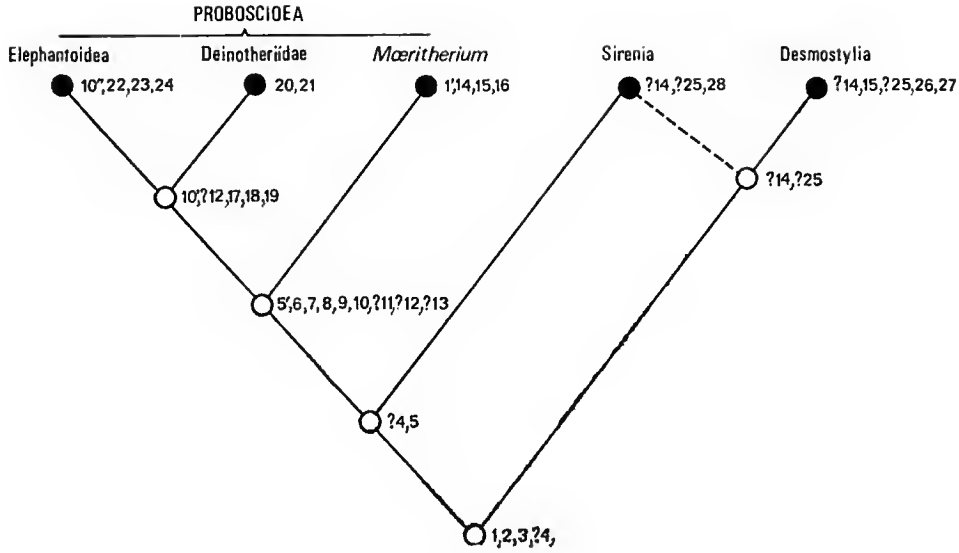


Fig. 12. — Relations de parenté de *Moeritherium* à l'intérieur des Tethytheria fondées sur les synapomorphies relevées sur le crâne (le genre *Barytherium* classé généralement dans les Proboscidea est exclu de la discussion — voir texte). **1** : orbites avancées. **1'** : orbites en avant de P^2. **2** : foramen infra-orbitaire sous l'orbite (ces deux caractères sont liés). **3** : *processus zygomaticus* du squamosal étiré vers l'extérieur. **4** : molaires bilophodontes bunolophodontes (caractère hérité de l'ancêtre des Tethytheria ou de l'ancêtre de l'ensemble Sirenia + Proboscidea) **5** : réduction de l'apophyse mastoïde. **5'** : la mastoïde ne participe pas à la formation de la paroi latérale du crâne (amastoïdie). **6** : disparition du processus ascendant du palatin dans la fosse orbito-temporale. **7** : morphologie de l'arcade zygomatique (orbite bordée latéralement par le processus infra-orbitaire du maxillaire, réduction du jugal à l'avant et extension du jugal à l'arrière jusqu'au bord postérieur de la fosse glénoïde du squamosal, dilatation dorso-latérale du squamosal). **8** : trou auditif externe haut placé et fermé ventralement par le *processus posttympanicus* du squamosal en contact avec la partie postglénoïdienne. **9** : disparition du foramen condylien et passage du nerf XII dans le *foramen metoticum*. **10** : recul du trou optique aligné avec la fente sphénorbitaire sous la *crista orbitotemporalis*. **10'** : recul du foramen ethmoïdien. **10"** : compression des foramens au fond de la fosse orbito-temporale. **11** : ouverture ventrale du *canalis temporalis* ; la présence d'un *canalis temporalis* est plésiomorphe dans le groupe des Tethytheria mais la réduction du foramen postglénoïdien et l'ouverture d'un foramen ventral est a) ou bien apomorphe pour les Proboscidea (puis disparition du *canalis temporalis* chez les deinothères et les éléphantoïdes évolués), b) ou bien plésiomorphe s'il existe un foramen ventral chez les desmostyliens (voir texte) — dans ce cas il y aurait disparition du *canalis temporalis* et de son orifice ventral chez les Sirenia, les Deinotheriidae et les Elephantoidea évolués. **12** : agrandissement des incisives en défenses (caractère hérité de l'ancêtre des Proboscidea s'il y a homologie entre les I^2_2 de *Moeritherium* et les défenses des éléphantoïdes ; ou bien caractère apomorphe pour l'ensemble Deinotheriidae + Elephantoidea si l'on accepte une réduction secondaire des défenses supérieures chez les deinothères (caractère 20)). **13** : suture squamoso-frontale dans la fosse temporale : l'existence de cette suture est conjecturale chez *Moeritherium* (voir texte) ; il existe un contact ponctuel entre squamosal et frontal chez certains siréniens. **14** : crâne tubulaire (apparu par convergence chez les siréniens et les desmostyliens). **15** : réduction de l'apophyse postorbitaire du frontal (également par convergence chez les desmostyliens). **16** : perte du lacrymal. **17** : développement de la pneumatisation du crâne. **18** : développement d'une trompe (recul des fosses nasales, contact fronto-prémaxillaire). **19** : occipital creusé d'une fosse nuchale munie d'une crête médiane pour l'insertion du ligament nuchal. **20** : réduction des incisives supérieures. **21** : défenses inférieures fortes et recourbées vers le bas. **22** : crâne élevé et comprimé antéro-postérieurement. **23** : réduction du processus paroccipital. **24** : tympanique participant à la formation de la face interne de la paroi du crâne. **25** : branche zygomatique du squamosal développée verticalement (ce caractère étant à un stade relativement peu dérivé chez le sirénien fossile *Prorastomus*, il est peut-être apparu deux fois, chez les Sirenia et chez les Desmostylia. **26** : dents jugales munies de tubercules formant des colonnes cylindriques. **27** : remplacement dentaire « horizontal », à l'exception peut-être de *Paleoparadoxia* (ce caractère est apparu indépendamment chez les lamantins et les éléphantoïdes miocènes). **28** : pachyostose.

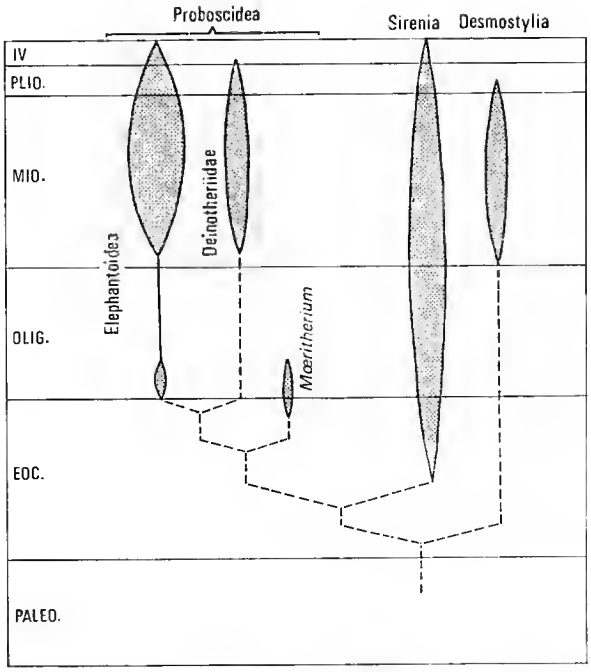


Fig. 13. — Phylogénie des Tethytheria fondée sur le cladogramme (fig. 12) et sur l'hypothèse selon laquelle les Sirenia sont le groupe frère des Proboscidea (synapomorphie 5 : réduction de l'apophyse mastoïde). Le genre éocène *Barytherium*, généralement classé dans les Proboscidea, est exclu de ce schéma (voir texte).

mer que *Moeritherium* est plus apparenté aux éléphants, mastodontes et deinothères qu'à tout autre groupe. Il n'existe pas de synapomorphie entre *Moeritherium* et les siréniens, les ressemblances superficielles s'expliquant par des convergences. Je n'ai pas relevé de caractères postcrâniens réfutant l'analyse faite sur le crâne. Les proportions du squelette de *Moeritherium* (corps allongé, membres courts), qui ne sont certes pas proboscidiennes, peuvent être dues à une adaptation à la vie semi-aquatique (ce serait une autapomorphie). Il faudrait également vérifier que le squelette du Peabody Museum de Yale est effectivement celui d'un seul individu. D'autre part, les molaires de *Moeritherium* sont évidemment primitives (bilophodontes), bunolophodontes par rapport à celles des éléphantoïdes mais, à l'inverse de ce qu'en déduit Tobien (1978), cela n'implique pas l'absence de parenté phylogénétique. Les dents jugales de *Moeritherium* me paraissent proches de celles du morphotype ancestral commun aux proboscidiens et aux siréniens ; peut-être aussi aux desmostyliens bien que la structure hautement dérivée des dents jugales de ces derniers (autapomorphie) ne nous renseigne guère. Il faut noter pour conclure un cas remarquable de parallélisme chez les téthythériens : le mode de remplacement dit horizontal des dents jugales. Chez l'adulte les dents jugales sont toutes en fonction chez *Moeritherium*, *Palaeomastodon* et *Phiomia*. D'autre part, sur la face latérale du crâne de ces trois taxons

l'alisphénoïde n'est pas gonflé, à l'inverse des éléphants. Chez ces derniers l'alisphénoïde enveloppe la partie postérieure dilatée du maxillaire qui renferme la capsule dentaire de la dernière molaire en formation. Chez *Moeritherium*, *Palaeomastodon* et *Phiomia*, qui ne présentent pas de remplacement dentaire « horizontal », il n'y a pas de capsule dentaire de ce type. Le type éléphantin de remplacement dentaire (apparition successive des différentes molaires) apparaît donc chez les éléphantoïdes au Miocène (mais pas chez les deinothères). Un tel remplacement n'existe pas chez les siréniens primitifs (*Prorastomus*). Il apparaît chez les lamantins mais pas chez les dugongs. D'autre part, il est connu chez les desmostyliens. Chez les desmostyliens et les lamantins l'alisphénoïde ne recouvre pas la capsule du maxillaire. Il apparaît donc trois fois indépendamment. Ce mécanisme est dû à des modes de croissance crânienne qu'il n'est pas dans le but de cet article de discuter plus en détail. L'agrandissement d'une (ou plusieurs) incisives chez les desmostyliens, dugongs, *Moeritherium* et les éléphantoïdes pourrait être dû aussi à un parallélisme.

IV. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DU GENRE *MOERITHERIUM*

IV. A — Justification de la classification phylogénétique

On a beaucoup écrit non seulement sur les méthodes hennigiennes de reconstruction de la phylogénie mais aussi sur la conception hennigienne de la classification zoologique (dite phylogénétique ou encore cladistique). Le souci de construire une classification évolutionniste n'est certes pas nouveau. D'ailleurs, même avant de concevoir le phénomène de l'évolution, des naturalistes prédarwiniens ont cherché à construire un système destiné à rendre compte d'un ordre naturel qu'il fallait découvrir. C'est ainsi que la classification zoologique de la 10e édition du *Systema Naturae*, établi par Linné, datant de 1758, sert de point de départ à la nomenclature zoologique moderne. La classification, dite linnéenne, est une hiérarchie, à savoir une construction systématique où les groupes sont subordonnés les uns aux autres. Selon Linné, l'ordre naturel représenté par la classification était le plan de la Création. L' « essence », la véritable nature des choses, persistait au cœur du système linnéen. A cette pensée dite essentialiste, s'est opposée une pensée dite nominaliste, selon laquelle seuls les individus existent : tout regroupement était un artifice de la pensée humaine. Ainsi, le botaniste Adanson écrivait en 1763 : « quoiqu'il soit très difficile de donner une définition absolue et générale d'aucun objet de l'histoire naturelle, on pourrait dire assez exactement qu'il existe autant d'espèces qu'il y a d'individus différant entre eux d'une ou plusieurs différences quelconques, constantes ou non... ». Autrement dit, pour les nominalistes, souligne Mayr (1969), il n'y a pas d'oiseaux ni de serpents mais seulement des noms inventés par l'homme et attachés à des groupes d'individus considérés par lui comme similaires. Mais la compréhension, au milieu du XIXe siècle, du phénomène de l'évolution allait définitivement, semble-t-il, sonner le glas du nominalisme (aussi bien que de l'essentialisme). Si la classification zoologique traditionnelle avec, par exemple, ses classes Reptilia, Aves, Mammalia est à l'origine une classification fixiste et typologique, héritée de Linné, paradoxalement, le besoin de classification des êtres

vivants trouva sa justification dans la mise en évidence de l'évolution et de son histoire (la phylogénie) avec la notion corollaire de relation de parenté. Si l'ordre naturel était le plan de la Création, point n'était besoin, au fond, d'y chercher un fil directeur. Chaque espèce du monde vivant aurait pu avoir été créée indépendamment. Mais l'observation montrait qu'il ne devait pas en être ainsi et LINNÉ lui-même s'était attaché à retrouver le « plan », le fil directeur, qui était, sans qu'il le sache, l'évolution. Comme l'ont défini notamment SIMPSON (1961 : 9) et MAYR (1969 : 4), la classification zoologique est l'arrangement des animaux en groupes en fonction de leurs relations de parenté. Nous savons ce que LINNÉ ignorait : la diversité des formes animales est due à l'évolution, dont l'aspect historique est compris sous le nom de phylogénie, terme forgé par HAECKEL en 1866 qui le définissait ainsi : l'histoire du développement des espèces.

Ces préliminaires étant admis, on peut s'étonner des réticences de nombreux évolutionnistes (SIMPSON et MAYR les premiers) envers la classification phylogénétique. Sans entrer dans des discussions aussi sophistiquées que partisanes qui sont aujourd'hui légion, il me semble que l'accord sur deux ou trois définitions de termes courants permettrait de lever nombre d'incompréhensions.

C'est sur la définition des relations de parenté que se fonde d'abord l'opposition actuelle entre les partisans d'une classification longtemps appelée « évolutionniste » puis, de plus en plus, « éclectique » selon le mot revendiqué par SIMPSON (1978) qui en est l'un des principaux promoteurs (SIMPSON, 1945, 1961) et les partisans d'une classification phylogénétique dont les principes essentiels ont été publiés par HENNIG (1950, 1966 notamment). Sans citer les partisans de la taxonomie numérique dite encore phénétique qui, à l'origine (SOKAL et SNEATH, 1963), ignorent délibérément et explicitement la phylogénie ; ce n'est plus le cas aujourd'hui (FARRIS, 1977).

Pour les cladistes, à la suite de HENNIG, les relations de parenté sont strictement phylogénétiques. Si deux espèces A et B sont plus proches parentes qu'elles ne le sont chacune d'une troisième C, elles ont en commun un ancêtre qui n'est pas également ancêtre de C. Les relations de parenté sont ainsi définies de façon phylogénétique par référence à un ancêtre commun immédiat. Autrement dit, sans évolution pas de parenté phylogénétique. DARWIN lui-même avait bien exprimé la nature des relations de parenté : « Le lien que nous révèlent partiellement nos classifications — écrivait-il — lien déguisé comme il l'est par divers degrés de modifications, n'est autre que la communauté de descendance, la seule cause connue de la similitude des êtres organisés » (DARWIN, 1859 : 413 et 490 de l'édition française de 1951). La communauté de descendance peut se traduire, pour un morphologiste, par l'héritage à partir d'un ancêtre commun de divers caractères morphologiques. Depuis longtemps déjà on sait qu'une classification fondée sur la convergence (caractères semblables non hérités d'un ancêtre commun) n'a aucune signification phylogénétique.

Toutefois SIMPSON (1961 : 9) ajoute que classifier c'est regrouper les animaux sur la base de leurs relations de parenté, c'est-à-dire, — écrit-il — de leur association par contiguïté, similarité, ou les deux. Pour SIMPSON, c'est l'association par contiguïté qui est un concept phylogénétique. Il en donne l'exemple suivant : les relations existant entre tous les descendants d'une population. Il est clair que selon SIMPSON la similarité, en revanche, n'est pas nécessairement une notion phylogénétique. La classification zoologique tend alors à exprimer à la fois la phylogénie et la ressemblance. Cette définition des relations

de parenté est au cœur des contradictions entre les systèmes éclectique et cladistique. Pourtant, il est difficile de concevoir dans un système évolutionniste des ressemblances significatives qui ne soient pas, précisément, le résultat de l'évolution. Si la ressemblance morphologique n'est pas interprétée dans un contexte phylogénétique, on en revient à l'approche fixiste prédarwinienne. Ce n'est évidemment pas à ce résultat qu'amène l'étude de plus en plus affinée de la phylogénie. Il semble donc que c'est bien plus à cause de la définition inutilement surchargée et ambiguë de Simpson [reprise par Mayr (1974 : 102) d'après qui la définition cladistique des relations de parenté est « hautement spécialisée »] qu'à cause des lacunes de connaissance souvent invoquées à propos des constructions phylogénétiques, que découle l'affirmation de Simpson et de Mayr, à savoir que la classification zoologique doit être « compatible » avec la phylogénie mais ne peut en être la traduction. Exprimer à la fois phylogénie et similarité dans une classification c'est, dans la perspective éclectique, faire appel à l' « ingéniosité humaine », à l' « art » du systématicien selon le mot de Simpson. Au contraire, pour Hennig (1975) c'est une erreur logique fondamentale que de rechercher un compromis entre deux systèmes différents, l'un phylogénétique, l'autre morphologique — autrement dit typologique. Un exemple en est donné par la récente polémique suscitée par Halstead (1978) sur la position systématique des dipneustes. Il s'agit de savoir si un dipneuste est plus *proche* d'une vache que d'un saumon. A première vue, il apparaît bien que non. Pourtant, si *proche* veut dire apparenté (phylogénétiquement), la réponse devient affirmative. Un grand nombre de caractères de tétrapodes sont présents chez les dipneustes (choanes, épiglotte, structure du membre antérieur, etc.), et ont été vraisemblablement hérités d'un ancêtre commun. Cela justifie dans une perspective phylogénétique l'inclusion des dipneustes et des tétrapodes dans un groupe monophylétique (Choanata).

J'ai dit auparavant que les naturalistes ont toujours cherché à rendre compte d'un ordre naturel, autrement dit ont cherché à construire des classifications naturelles plutôt qu'artificielles. Ici encore, le concept de groupe naturel en zoologie a fait couler beaucoup d'encre. Le problème à résoudre est celui de la classification d'espèces en taxons de rang supérieur. Sur quels principes reconnaître ces taxons s'ils doivent avoir une signification phylogénétique ? Pour les cladistes, la classification a pour seul but d'exprimer la phylogénie. Cela en accord avec la définition phylogénétique des relations de parenté. Le système hennigien, en la matière, est parfaitement rigoureux. Si la classification a pour but d'exprimer la phylogénie, c'est-à-dire un « processus historique unique » selon le mot d'Hoffstetter (1978), elle ne fait place aucunement, en principe, à l'arbitraire, à l'art. Car chacun s'efforce, malgré tout, à faire en sorte que la classification ne soit pas totalement arbitraire et, précisément, s'efforce de classifier des groupes naturels. Comment, si l'on tient compte de l'histoire de l'évolution, pourrait-on définir des groupes naturels de rang supérieur sinon en termes phylogénétiques ? Un groupe naturel (qui ne dépende pas entièrement de l'arbitraire du systématicien) ne peut être, de ce point de vue, qu'un groupe dont les membres descendent d'un ancêtre commun. Mayr (1969 : 61) écrit : « les groupes naturels existent parce que les membres d'un tel groupe descendent d'un ancêtre commun ». La confusion peut naître à ce stade. Qu'est-ce qu'un ancêtre commun ? Selon la définition de Mayr, n'importe quel groupement est naturel. Un groupe réunissant l'homme et le cheval à l'exclusion du gorille, par exemple, est, de ce point de vue, naturel, puisque homme et cheval descendent nécessairement d'un ancêtre commun. Au contraire, nous sommes

amenés à regrouper, dans l'ordre des Primates, l'homme et le gorille qui descendent d'un ancêtre commun qui n'est pas aussi celui du cheval, c'est-à-dire plus récent dans l'histoire de l'évolution que l'ancêtre des trois taxons. Il apparaît que l'ancienneté relative de l'ancêtre commun est déterminante pour la reconnaissance d'un groupe naturel de rang supérieur.

Pour les cladistes les groupes naturels sont les groupes monophylétiques. Et seuls les groupes monophylétiques doivent être retenus dans une classification zoologique. Mais, curieusement, une notion aussi fondamentalement phylogénétique qu'un groupe monophylétique a reçu plusieurs définitions.

D'après Hennig (1966 : 73) — et bien d'autres avant Hennig — un groupe monophylétique est un groupe qui contient tous les descendants d'une espèce ancestrale commune. Cette définition est d'ailleurs donnée par Romer (1973) dans un article concernant la signification des classes des vertébrés, sans que Romer, qui ne fait aucune allusion aux aspects polémiques des différentes approches en systématique, ne se réclame en cela partisan des méthodes cladistiques. Cette définition est la seule possible, si elle doit avoir une signification phylogénétique. Comment concevoir dans une perspective biologique moderne un ancêtre commun qui ne soit pas une espèce puisque l'évolution « opère » au niveau spécifique, sinon à celui de la population ? Au contraire, pour Simpson (1961), suivi par Mayr (1969), un groupe est monophylétique s'il descend d'un groupe de même rang ou de rang inférieur. La monophylie « minimale » ainsi définie par Simpson permet — comme il a été souvent souligné (Bonde, 1977) — de faire tous les regroupements possibles. Une telle définition permet aussi — et encourage — la pratique courante de la construction de groupes dits ancestraux. Mais, bien entendu, une famille tout entière ne peut être l'ancêtre d'une autre famille. Il est donc difficile de trouver une raison pour rejeter une définition phylogénétique d'un concept phylogénétique comme la monophylie. Or des partisans de la systématique éclectique (Ashlock, 1971, suivi par Mayr, 1974) ont été amenés à nommer « holophylétiques » les groupes monophylétiques et à nommer « monophylétiques » des groupes qui ne le sont manifestement pas, c'est-à-dire des groupes qui ne renferment pas tous les descendants d'un ancêtre commun (qu'Hennig nomme « paraphylétiques », voir plus loin). Si une espèce A est plus proche parente d'une espèce B que d'une troisième C, elle a en commun avec B une espèce ancestrale qui n'est pas aussi ancestrale à C : dans ce cas A + B forment un groupe monophylétique. Cela implique que l'espèce ancestrale à A et B est nécessairement plus récente que l'espèce ancestrale à A, B et C. Cette notion d'ancienneté relative de l'ancêtre commun [« recency of common ancestry » de Bigelow (1956)] est similaire à celle de « propinquity of descent » de Darwin (1859). Cela a amené Simpson (1961 : 146) lui-même à écrire : « the phylogenetic system, with its degrees of propinquity of descent from common ancestry, provides the basis for recognizing priorities that are literally prior, in the temporal sense, and are certainly natural in the fullest sense of the word ». Les zoologistes et paléontologistes modernes ont toujours essayé de penser et de communiquer dans un contexte évolutionniste fondé sur la connaissance sans cesse améliorée de la phylogénie. On ne peut imaginer un évolutionniste ignorant délibérément la phylogénie. C'est pourtant à ce paradoxe qu'aboutit l'application des méthodes éclectiques en matière de classification zoologique. En effet, la volonté d'exprimer à la fois la phylogénie et la ressemblance (caractères primitifs et dérivés confondus) est vouée à l'échec. Mayr a particulièrement souligné que la plus ou moins grande ressemblance morphologique entre les taxons, due habituellement à l'adaptation à un milieu

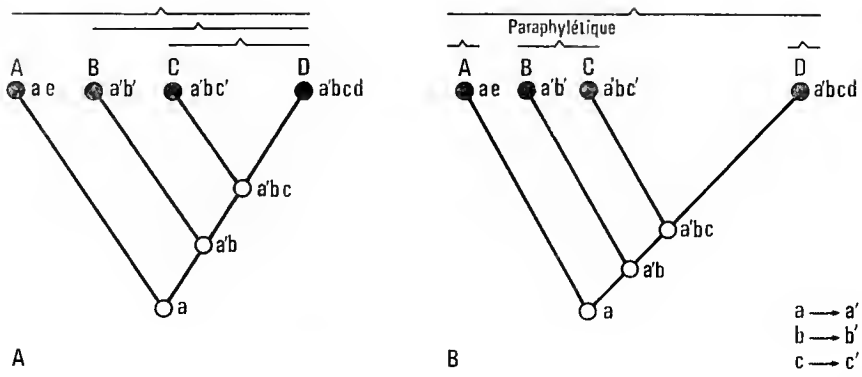


Fig. 14. — Relations de parenté, divergence morphologique et classification. **a**, **b**, **c**, **d** et **e** : caractères morphologiques. La polarité des caractères (morphocline) se fait de **a** vers **a'**, de **b** vers **b'** et de **c** vers **c'**. Les cercles noirs sont les taxons classifiés, les cercles blancs les ancêtres hypothétiques (morphotype ancestral). Sur la figure 14 B, on a éloigné le taxon D du taxon C pour représenter la divergence morphologique (caractère **d**).

particulier, devait être exprimée dans la classification. C'est ce qu'il appelle également divergence adaptative ou encore similarité génétique générale. Cette attitude a irrémédiablement pour résultat de ne plus retenir de groupe monophylétique dans la classification. Par exemple (fig. 14), deux taxons C et D sont plus apparentés phylogénétiquement qu'ils ne le sont chacun du taxon B. Si D est extrêmement divergent en raison d'une adaptation originale, le groupe monophylétique C + D n'est pas retenu dans la classification que souhaite Mayr. On voit que choisir d'exprimer la divergence morphologique dans une classification revient à abandonner les données de la phylogénie. Autrement dit, la classification des seuls groupes monophylétiques ressortit à l'idée que des taxons de rang supérieur n'ont d'existence réelle que d'un point de vue généalogique (phylogénétique), la phylogénie étant un phénomène historique qui s'est produit au cours de l'histoire de la Terre, en dehors même de tout système d'analyse humain. Cela est d'une importance considérable et renouvelle le vieux débat concernant les classifications horizontale et verticale, c'est-à-dire l'inclusion de grades et de clades dans la classification zoologique. On sait qu'un ensemble d'espèces (ou de taxons) partageant un même plan adaptatif général correspond à un grade. Au contraire, les espèces ayant la même origine phylogénétique (groupe monophylétique) forment un clade. Simpson (1961) donne la priorité à la classification verticale de clades chaque fois que cela est possible. Mais dans la mesure où la recherche de caractères primitifs (généraux) permet dans le système éclectique la construction de grades, c'est-à-dire de groupes souches (« grade reptilien » par exemple), Simpson accepte l'inclusion dans la classification de grades dont les membres sont reliés par des « relations horizontales ». D'autre part, le parallélisme peut permettre la réunion de taxons dans un grade qui, dans ce cas, peut être polyphylétique. D'un point de vue cladistique, les relations horizontales n'existent pas. Elles sont le résultat à une époque donnée de parentés phylogénétiques (relations verticales) dues à un ancêtre commun. Dans la polé-

mique engagée par HALSTEAD (1978) à propos de la classification des dipneustes, ce dernier juge qu'une classification « gradiste » illustre mieux l'évolution qu'une classification cladistique. C'est aller au-delà de ce que conseille SIMPSON, comme il vient d'être dit. En outre, une telle assertion oppose de façon artificielle évolution et phylogénie. Un exemple nous est donné par l'histoire des équidés. *Hyracotherium*, réputé ancêtre des équidés, qui vécut à l'Éocène, est une forme de la taille d'un renard, pourvue de quatre doigts antérieurs et trois doigts postérieurs, possédant des dents basses, bunodontes à tubercules arrondis. Il est souvent dit (SIMPSON, 1945) que cet animal aurait pu être aussi l'ancêtre d'autres périssodactyles. Or, s'il est classé parmi les équidés, ce n'est pas en fonction de son grade équidé que, de toute évidence, il ne présente pas. En fait, plus encore que la découverte en Amérique du Nord d'une série de formes de plus en plus proches des chevaux actuels, c'est l'existence chez *Hyracotherium* de deux ou trois caractères crâniens, uniquement connus par ailleurs chez les chevaux (synapomorphies) qui fait d'*Hyracotherium* définitivement un équidé (MACFADDEN, 1976). Ce sont donc des relations phylétiques verticales qui définissent la position systématique.

Une fois l'accord fait sur les définitions des relations de parenté et des groupes monophylétiques, il ne reste plus qu'à s'entendre sur des conventions qui permettent de traduire au mieux la phylogénie dans une classification. Il importe auparavant de définir ce que sont les groupes frères du système hennigien. Deux groupes d'espèces issus d'un ancêtre commun (espèce souche) sont appelés par HENNIG (1966 : 139, 159) groupes frères (= « sister groups »). On voit sur la figure 15A que l'arrangement des taxons en groupes monophylétiques est fonction de l'ancienneté relative de l'ascendance commune (l'espèce souche), c'est-à-dire de la succession des branchements dichotomiques. Toutefois l'espèce ancestrale n'est pas recherchée en tant que telle : elle est déduite à partir des synapomorphies relevées sur les taxons étudiés : c'est le morphotype ancestral. La recherche des groupes frères remplace dans le système cladistique celle des groupes souches ou ancestraux des phylogénies traditionnelles. Ce bouleversement dans les habitudes qu'implique la recherche des groupes frères n'a pas échappé à BRUNDIN (1972) qui écrit : « il ne fait guère de doute que les travaux de Hennig portant sur la systématique phylogénétique et ses principes phylogénétiques de recherche du groupe frère seront jugés par les scientifiques de demain comme constituant l'un des progrès méthodologiques les plus importants en biologie causale depuis Darwin ». Les phylogénies traditionnelles montrent des groupes souches d'où dérivent divers autres groupes plus évolués. Ces groupes souches sont classifiés. Ce sont par exemple les reptiles « ancêtres » à la fois des mammifères et des oiseaux, les condylarthres à l'origine notamment des divers créodontes et des ongulés, ou même les Arctocyonia et les Arctocyonidae au sens de VAN VALEN (1978). Les groupes souches, paraphylétiques, renferment des espèces réunies sur la base de caractères primitifs partagés (symplésiomorphie) qui ne témoignent pas de relations de parenté étroites. La recherche des groupes frères monophylétiques a notamment pour résultat la destruction de ces groupes. Ce n'est pas le moindre aspect novateur de la méthodologie hennigienne.

Un autre, plus philosophique, peut éclairer certaines réticences. Une conception déterministe de l'évolution qui relèverait plus ou moins du finalisme pourrait expliquer l'image de la dérivation des lignées à partir d'un groupe ancestral de rang supérieur. Le groupe primitif renfermerait dans cette perspective les potentialités évolutives des groupes qui en sont issus ; il serait en quelque sorte le substrat d'où naissent les groupes évolués s'affran-

chissant de leur état primitif. Ce lien direct de primitif à évolué (non pas au niveau des caractères morphologiques mais au niveau des groupes systématiques) est le corollaire de l'idée d'un inéluctable progrès. Progrès qui, dans cette perspective, a abouti après une succession de grades évolutifs à l'apparition de l'homme, considéré comme le point culminant de l'évolution. L'homme étant un vertébré, la classification traditionnelle des Vertebrata a particulièrement souffert de cette conception anthropomorphique de l'évolution. Dès 1934, Säve-Söderbergh avait remarquablement exprimé cette opinion. Il écrivait : « Supposons que nous découvrions un groupe d'invertébrés présentant les mêmes types de ramifications phylogénétiques que ceux des vertébrés. Une classification de ce groupe d'invertébrés, analogue à la vieille classification des vertébrés, paraîtrait tout à fait absurde à quiconque familier des méthodes systématiques et phylogénétiques. La raison pour laquelle une telle absurdité n'a pas paru évidente aux spécialistes de vertébrés semble bien être qu'ils n'ont pas envisagé le problème avec l'impartialité et l'objectivité voulues. En fait, ils sont eux-mêmes des vertébrés. En d'autres termes, en ce qui me concerne, je pense que la vieille classification des vertébrés exprime un point de vue anthropocentrique dans la mesure où le groupe Vertebrata dans son entier est regardé comme une succession d'étapes menant à l'homme ». J'ajoute dans cette même perspective, qu'à la vision élitiste de groupes évolués prenant le pas sur des groupes primitifs, Hennig a substitué la notion égalitariste de groupes frères dérivant deux à deux, dichotomiquement, d'une espèce ancestrale et qui définissent ensemble un groupe monophylétique de rang supérieur. On peut évidemment être réticent sur ce qu'implique la dérivation de deux espèces sœurs à partir d'une espèce ancestrale en ce qui concerne le mode de spéciation. Mais il faut souligner que le meilleur témoignage de la validité de cette approche méthodologique réside dans le pouvoir explicatif de ses résultats. D'un point de vue biologique, la notion de groupe ancestral de rang supérieur n'est ni plus exacte ni plus féconde. Par exemple, dans la figure 14, même si le taxon C est dans son ensemble primitif par rapport au taxon D (divergence représentée par l'écartement entre C et D), il est plus apparenté à D qu'à A ou B. Les deux taxons C et D sont issus d'une même espèce ancestrale qui leur a légué au moins un caractère morphologique (c). Ce sont deux groupes frères. La classification d'un taxon C + D et non pas d'un taxon B + C primitif et pseudo-ancestral est ainsi justifiée. D'une certaine manière, C se trouve être l' « égal » de D, même si D est extrêmement divergent.

Le but de la systématique cladistique est donc de ne classifier que des groupes monophylétiques. Bien des auteurs considèrent au contraire que le but de la classification zoologique n'est pas d'exprimer la phylogénie ou bien encore que les essais de classification cladistique proposés ces dernières années ne sont pas convaincants. Simpson (1975 : 14) comme Mayr (1974 : 98) ont reconnu que l'analyse cladistique était le meilleur outil pour l'édification de la phylogénie. Toutefois, ces deux auteurs persistent à vouloir exprimer dans la classification qu'ils préconisent, à la fois la phylogénie et la divergence morphologique, grâce à une pondération judicieuse des caractères. Or, on ne peut exprimer les deux à la fois. On voit sur la figure 14 que si l'on exclut le taxon D de l'ensemble C + D en raison d'une forte divergence morphologique (illustrée par le caractère d) et que l'on classifie le taxon C avec le taxon B, l'ensemble B + C est paraphylétique. Les taxons B et C peuvent être très ressemblants si le caractère b' est peu différent de b et si le caractère c (sous son état plésiomorphe c ou apomorphe c') est un caractère apparemment peu impor-

tant. Mais les caractères a′ et b communs aux taxons B et C et qui servent dans ce cas à définir l'ensemble B + C, sont hérités d'un ancêtre commun qui est également ancêtre du taxon D. Ce sont des caractères plésiomorphes à l'intérieur du groupe B + C + D. Il n'y a pas de caractère propre à B + C qui ne soit également présent chez D. Ce sont les groupes B + C + D et C + D qui sont monophylétiques. Il est donc clair que si l'on classifie les groupes en fonction de la divergence morphologique on construit immanquablement des groupes paraphylétiques qui n'ont pas d'histoire phylogénétique propre. Récemment encore, Gould (1980) reconnaît l'aspect positif de l'analyse cladistique, en particulier l'aspect objectif des « branching sequences » (dichotomies) qu'il est possible de reconstruire au moyen des synapomorphies ; la notion importante de groupe paraphylétique ; le fait que la similarité ne peut être que généalogique d'un point de vue *biologique* (souligné par Gould). Il en conclut pourtant à l'inutilité de la classification cladistique. La contradiction qui caractérise ces points de vue n'est pas levée. Une fois la phylogénie construite après analyse cladistique, il reste à nommer les groupes monophylétiques de rang supérieur : on élabore dès lors une classification cladistique car il est difficile de concevoir que l'on s'attache à nommer des groupes paraphylétiques plutôt que monophylétiques une fois que les relations de parenté entre taxons ont été mises en évidence. Si la classification zoologique ne retient que des groupes monophylétiques, elle est et ne peut être par définition que phylogénétique. On ne peut échapper à cette problématique.

Selon certains cladistes, la recherche des synapomorphies et la classification des groupes monophylétiques a un autre avantage, sur le plan épistémologique. L'analyse cladistique est une méthode hypothético-déductive. Pour cette raison de nombreux cladistes dont Miles (1975), Wiley (1975), Bonde (1977), Gasc (1978) et Gaffney (1979) se sont référés à Karl Popper pour affirmer que la classification phylogénétique fondée sur le cladogramme, qui peut être testé sur la base du principe d'économie d'hypothèses, est une véritable discipline scientifique au sens poppérien. En effet, la recherche des synapomorphies et la construction des groupes monophylétiques sont des hypothèses scientifiques réfutables (« falsifiables » au sens de Popper). Une classification cladistique est donc également réfutable. Au contraire, traduits dans la classification, une opinion, un argument d'autorité, qui souvent dans le système éclectique tiennent lieu d'hypothèse scientifique, ne sont pas réfutables. L'appréciation de la divergence morphologique n'est pas réfutable, de même que la construction de groupes de rang supérieur fondée sur la ressemblance générale. Par exemple Van Valen (1978) a proposé récemment une phylogénie des Ungulata. Les Arctocyonidae sont le groupe souche (paraphylétique). En dérivent neuf taxons de rang supérieur. La racine du groupe souche est formée par les Oxyclaeninae (inclus dans le groupe Arctocyonidae) qui sont à l'origine de trois sous-familles maintenues dans les Arctocyonidae, de trois familles (Mioclaenidae, Hyopsodontidae et Periptychidae) et de deux ordres (Pantodonta et Artiodactyla). Une telle classification ne renseigne pas sur les relations phylogénétiques entre les groupes ni sur leur nature monophylétique ou non. Cette classification n'est pas réfutable. Elle peut absorber sans transformation toute donnée phylogénétique nouvelle. Quant aux rangs qui sont assignés aux taxons, ils ressortissent à une conception artistique de la classification [au sens de Simpson (1961)]. Sans remonter à Descartes, je rappellerai au passage que si certains naturalistes ont quelque réticence à se référer à Popper pour justifier leur démarche scientifique, le parrainage de Claude Bernard ne devrait pas leur paraître indigne. Claude Bernard, dès 1865 dans son « Intro-

duction à l'étude de la médecine expérimentale », parlait d' « induction » et de « syllogisme » (qu'il identifiait à la déduction), ce qui correspond à la méthode hypothético-déductive de Popper. Il parlait de « contre épreuve » et de « contrôle » à la place de « réfutation » (« falsifiability » de Popper). Enfin, lorsque Popper affirme qu'une théorie n'est scientifique que si elle peut être soumise à réfutation, Claude Bernard écrivait : « lorsque (...) nous

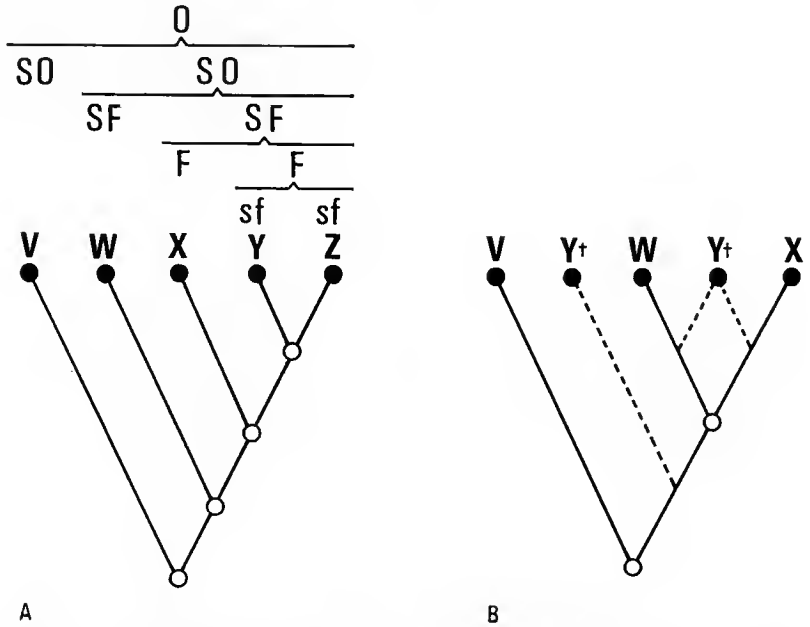


Fig. 15. — Subordination et mise en séquence.

15 A : Classification phylogénétique d'un ordre (subordination hiérarchique). Tous les groupes monophylétiques sont nommés et les groupes frères occupent le même rang hiérarchique. Cercles noirs : taxons classifiés (V à Z) ; cercles blancs : ancêtres hypothétiques (morphotype ancestral). Dans cet exemple la classification combinant subordination et mise en séquence serait la suivante :

Sous-ordre A : V
Sous-ordre B : W + X + Y + Z
Superfamille B1 : W
Superfamille B2 : X
Superfamille B3 : Y
Superfamille B4 : Z

où deux sous-ordres sont subordonnés à l'ordre classifié et les taxons du groupe famille (W à Z) sont mis en séquence à l'intérieur du sous-ordre B. La lecture de la classification implique que la superfamille B1 est le groupe frère de l'ensemble B2 + B3 + B4, que la superfamille B2 est le groupe frère de l'ensemble B3 + B4 et que la superfamille B3 est le groupe frère de B4.

15 B : Mise en séquence d'un taxon fossile (Y) aux affinités imprécises. On sait que Y est plus apparenté à W et X qu'à V mais on ne sait pas s'il est plus proche de W que de X et inversement, ou s'il est plus proche de l'ensemble W + X. La classification des taxons serait la suivante :

Groupe A : V
Groupe B : W + X + Y
Sous-groupe B1 : W
Sous-groupe B2 : X
Groupe B *incertae sedis* sous-groupe B3 : Y

Dans ce cas, le taxon fossile Y est mis en séquence dans le groupe B avec les sous-groupes B1 et B2.

avons émis une idée ou une théorie, nous ne devons pas avoir pour but de la conserver en cherchant tout ce qui peut l'appuyer (...), nous devons au contraire examiner (...) les faits qui semblent la renverser » et il concluait déjà : « quand on veut trouver la vérité, on ne peut asseoir solidement ses idées qu'en cherchant à détruire ses propres conclusions par des contre-expériences ».

Avant d'aborder les problèmes de langage que pose l'expression de la phylogénie dans la classification zoologique à l'aide de l'exemple concret de *Moeritherium*, je voudrais, à propos de la dualité phylogénie et classification, faire un rapprochement entre Lamarck, Simpson et Mayr d'une part et Darwin et Hennig d'autre part. Sans pousser trop loin l'analogie, il est singulier de constater comment Lamarck en 1809 avait opposé d'une certaine manière phylogénie et classification lorsqu'il opposait sa « distribution générale » des êtres vivants et la classification. Je pense qu'il est légitime de paralléliser la « distribution générale » destinée selon Lamarck à représenter l'ordre naturel avec la phylogénie qui est effectivement l'ordre (historique) naturel. Dans sa « Philosophie Zoologique », Lamarck écrit : « Le but d'une distribution générale des animaux (...) est (...) un ordre représentant le plus possible celui même de la nature, c'est-à-dire l'ordre qu'elle a suivi dans la production des animaux et qu'elle a éminemment caractérisée par les rapports qu'elle a mis entre les uns et les autres ». Lamarck poursuit : « Le but (...) d'une classification des animaux est de fournir, à l'aide de lignes de séparation tracées de distance en distance dans la série générale de ces êtres des points de repos à notre imagination, afin que nous puissions plus aisément reconnaître chaque race déjà observée, saisir ses rapports avec les autres animaux connus et placer dans chaque cadre les nouvelles espèces que nous parviendrons à découvrir (...) (c') est un produit de l'art ». C'est à cette même conclusion qu'aboutit Simpson (1961).

Au contraire Darwin (1859) annonçait que « nos classifications deviendraient des généalogies ». La méthode cladistique de reconstruction de la phylogénie et son application à la classification semblent plus proches du but recherché par Darwin. Je ne sais pas si c'est en cela que certains zélateurs de Hennig en font le Darwin du xxe siècle, mais cette parenté me semble particulièrement démonstrative.

IV. B — Subordination et mise en séquence : l'exemple de *Moeritherium*

Dans un système phylogénétique il n'y a que deux solutions à une classification de groupes monophylétiques : la subordination (que l'on pourrait appeler l'orthodoxie hennigienne) et la mise en séquence (= « sequencing » de Nelson, 1972, 1974). En fait, pour des raisons de commodité (voir fig. 15), une combinaison des deux est le plus souvent pratiquée (Cracraft, 1974 ; Patterson et Rosen, 1977).

Dans la discussion qui suit, *Moeritherium* est considéré comme monophylétique (voir fig. 12). Ce genre présente des synapomorphies avec les éléphants (proboscidiens actuels). Il se pose donc le problème de sa classification par rapport aux Proboscidea. Les éléphantoïdes font naturellement partie des proboscidiens auxquels se rapportent les deinothères (groupe monophylétique fossile renfermant *Prodeinotherium* et *Deinotherium*). Est omis de la discussion le genre *Barytherium* très mal connu et d'affinités incertaines, dont la diagnose la plus récente (Harris, 1978) renferme certains caractères, observés sur un

matériel inédit, qui sont peut-être des caractères dérivés de proboscidien (position défendue par HARRIS) : I^2 agrandies, narines externes reculées, squelette de proportions éléphantines.

Une solution simple, déjà préconisée, qui a le mérite en la circonstance de ne pas bouleverser la tradition et de respecter la stabilité de la classification zoologique, est de subordonner *Moeritherium* aux Proboscidea puisqu'il est plus apparenté aux éléphants qu'à tout autre groupe actuel. A l'intérieur des Proboscidea, il se révèle être le groupe frère de l'ensemble deinothères + éléphantoïdes. La subordination hiérarchique préconisée par HENNIG implique que les groupes frères ont le même rang (fig. 15A). La classification serait la suivante :

O. Proboscidea Illiger, 1811
  S.-O. Moeritheria Deranyagala, 1955
  S.-O. non nommé
    SF. Deinotherioidea Bonaparte, 1841
    SF. Elephantoidea Gray, 1821

Le nom des taxons, leur date et leur auteur répondent à l'exigence de l'article 36 du Code International de Nomenclature Zoologique.

HENNIG a précisé que la classification devait être d'abord fondée sur les formes actuelles et qu'ensuite il convenait d'y inclure les formes fossiles. Mais il a vu la difficulté fréquente de subordonner des taxons fossiles, parfois nombreux et mal définis. Dans la classification ci-dessus existe déjà un taxon nouveau pour l'ensemble Deinotherioidea + Elephantoidea. HENNIG (1969) a envisagé ainsi d'insérer dans la classification fondée sur les formes actuelles des catégories intermédiaires (« Zwischenkategorien ») pour les fossiles. NELSON (1972, 1974), PATTERSON et ROSEN (1977) ont répondu à ce souhait de HENNIG. En effet, si l'on veut classifier tous les groupes monophylétiques déduits d'une phylogénie, on se trouve confronté à un problème majeur. Le systématicien qui veut nommer tous les groupes monophylétiques subordonnés [par exemple MCKENNA (1975) dans sa classification des Mammalia] doit créer un nombre considérable de termes nouveaux pour chaque catégorie. D'autre part, tout changement d'opinion sur les positions respectives des groupes frères implique une transformation de la classification qui se répercutera à chaque niveau. Dans l'exemple ci-dessus, l'inclusion de *Barytherium*, une fois ses affinités précisées, transformerait la hiérarchie des taxons de rang supérieur et leur compréhension. Il est possible d'éviter cette difficulté pratique en acceptant la convention du « sequencing » de NELSON (1972, 1974) que l'on peut traduire par « mise en séquence ». Il suffit de classifier les taxons monophylétiques dans un ordre tel que chaque taxon cité soit le groupe frère de tous les autres taxons de même rang cités après lui. On ne viole dans aucun cas le principe de monophylie. Cette convention est particulièrement utile dans le cas de fossiles lorsque les relations phylogénétiques sont sujettes à de nombreux changements potentiels (fig. 15B). Dans la pratique, le systématicien aboutit généralement à une combinaison de la subordination et de la mise en séquence. On pourrait par exemple mettre en séquence, cités dans cet ordre, moeritheres et deinothères avec les Proboscidea, en les élevant chacun au rang d'ordre. Il est néanmoins préférable de les subordonner au groupe actuel auquel ils sont apparentés (ce qui lui donne une signification évolutive) et de les mettre en séquence à l'intérieur du groupe lui-même. La mise en séquence de *Moeritherium* serait la suivante :

O. Proboscidea Illiger, 1811
SF. Moeritherioidea Andrews, 1906
SF. Deinotherioidea Bonaparte, 1841
SF. Elephantoidea Gray, 1821

Dans cette classification les taxons fossiles sont subordonnés aux Proboscidea et mis en séquence à l'intérieur de l'ordre au rang de superfamille. Les noms, dates et auteurs des taxons répondent à l'exigence de l'article 36 du Code International de Nomenclature Zoologique. La lecture de cette classification implique que Moeritherioidea est le groupe frère de Deinotherioidea + Elephantoidea et que Deinotherioidea est le groupe frère des Elephantoidea. Cette classification est conforme à celle de Simpson (1945) et de McKenna (1975), que je n'ai d'abord pas contestée (Tassy, 1979), à une différence de nomenclature près. Ces auteurs ont entériné la nomenclature d'Osborn (1921, 1936) qui utilise pour les noms de sous-ordre le suffixe -oidea des noms de superfamille, ce qui est contraire à la recommandation 29 A de l'article 29 du Code International de Nomenclature Zoologique. Il faut remarquer qu'Osborn lui-même en 1921 avait divisé les proboscidiens en superfamilles ; plus tard, en 1936, il les considéra comme des sous-ordres sans changer le suffixe.

Dans cette perspective de mise en séquence des formes fossiles, un autre type de classification préconisé notamment par Patterson et Rosen (1977) et Wiley (1979) résulte de l'inclusion des plésions dans la classification. Selon Patterson et Rosen, sont nommés plésions les groupes ou espèces qui sont mis en séquence dans la classification en respectant la convention de Nelson selon laquelle chacun de ces groupes est le groupe frère de tous les autres qui lui succèdent dans la classification. De tels plésions peuvent être insérés à tout niveau dans une classification sans changer le rang ou le nom de tout autre groupe. Cette proposition n'évite pas le problème du choix du rang que l'on doit assigner à tel ou tel taxon fossile. *Moeritherium* doit-il être inclus dans les Proboscidea en tant que plésion de rang générique, familial, superfamilial, sous-ordinal ? Patterson et Rosen utilisent les noms traditionnels par souci de communication. Cela est codifié par Wiley (1979) dans sa « convention 2 » selon laquelle la classification doit être la moins redondante possible et utiliser au mieux les rangs traditionnels compatibles avec les relations de parenté. On peut se demander ce que signifie alors le rang d'un plésion dans une classification phylogénétique s'il est un héritage de la classification morphologique (qu'Hennig nomme typologique) dont la seule vertu est d'être traditionnelle. Mais il est vrai que la notion de plésion bouleverse assez considérablement le traitement habituel des taxons fossiles. L'argumentation de Patterson, Rosen et Wiley est surtout développée dans un souci de faciliter la communication (la classification est aussi un moyen de communication) à partir du moment où la forme de ce type de classification est assez nouvelle. La question a, en revanche, le mérite de montrer clairement la relativité de la forme de la classification zoologique, surtout des rangs utilisés. On est en tout cas loin de la stricte subordination préconisée à l'origine par Hennig, selon laquelle les groupes frères doivent occuper le même rang. Par contre, le principe de ne classifier que des groupes monophylétiques est respecté, ce qui me paraît le plus important. En ce qui concerne les noms traditionnels, dans le cas de *Moeritherium*, le taxon de rang générique est aussi habituel que celui de rang superfamilial Moeritherioidea qui est dans bien des manuels (y compris en tant que sous-ordre

comme je l'ai déjà signalé). Deux exemples de classification comportant des plésions mis en séquence sont les suivants :

O. Proboscidea Illiger, 1811
plésion *Moeritherium* Andrews, 1901
plésion Deinotheriidae Bonaparte, 1841
SF. Elephantoidea Gray, 1821

O. Proboscidea Illiger, 1811
plésion Moeritherioidea Andrews, 1906
plésion Deinotherioidea Bonaparte, 1841
SF. Elephantoidea Gray, 1821

Il convient de souligner que les quatre classifications proposées expriment toutes les mêmes relations phylogénétiques quelle que soit leur forme. Ces quatre exemples montrent que, dans une classification phylogénétique, l'ordre dans lequel sont cités les taxons importe plus que le rang qui leur est assigné pour des raisons de nomenclature. C'est une constatation qui va à l'encontre des habitudes, conséquence du passage d'un système morphologique à un système réellement phylogénétique. Comme il faut choisir, je retiens la classification (troisième exemple) où les plésions sont *Moeritherium* de rang générique et Deinotheriidae (taxon du groupe famille comprenant deux genres *Prodeinotherium* et *Deinotherium*).

A l'intérieur des Tethytheria, une classification combinant subordination et mise en séquence avec introduction des plésions pourrait être la suivante si l'on veut faire ressortir l'incertitude concernant les relations entre desmostyliens et siréniens (cas théorique de la fig. 15B et alternative trait plein — trait en pointillé de la fig. 12).

Superordre Tethytheria McKenna, 1975
Tethyteria *incertae sedis* plésion Desmostylia Reinhart, 1959
Tethytheria *incertae sedis* O. Sirenia Illiger, 1811
O. Proboscidea Illiger, 1811
plésion *Moeritherium* Andrews, 1906
plésion Deinotheriidae Bonaparte, 1841
SF. Elephantoidea Gray, 1821

A la suite de Wiley (1979) qui utilise le procédé de mise en séquence pour simplifier la classification des Mammalia de McKenna (1975), les Tethytheria peuvent être considérés comme un superordre et non plus un mirordre (catégorie créée par McKenna). La classification ci-dessus est proche de celle adoptée au niveau de l'ordre par Wiley (1979) à la différence près que cet auteur emploie la locution *sedis mutabilis* à la place d'*incertae sedis*. S'il apparaissait que les Desmostylia et les Sirenia sont deux groupes frères, il faudrait inclure les desmostyliens dans l'ordre des Sirenia. En attendant des recherches plus approfondies concernant les affinités des desmostyliens et des siréniens qui permettraient de tester les hypothèses présentées dans la figure 12, je choisis l'hypothèse selon laquelle les Desmostylia sont le groupe frère de l'ensemble Sirenia + Proboscidea et les Sirenia le groupe frère des Proboscidea sur la base de l'apparition de l'amastoïdie (réduction de l'apophyse mastoïde). La classification ainsi retenue est la suivante :

Superordre Tethytheria McKenna, 1975
plésion Desmostylia Reinhart, 1959
O. Sirenia Illiger, 1811
O. Proboscidea Illiger, 1811
plésion *Moeritherium* Andrews, 1901
plésion Deinotheriidae Bonaparte, 1841
SF. Elephantoidea Gray, 1821

Cette longue discussion concernant la classification phylogénétique ne doit pas masquer le fait que la classification est aussi un langage. Peut-être, en l'occurrence, un nouveau langage systématique est-il en train de naître à la suite des recherches phylogénétiques de ces dernières années (à la fois pratiques et méthodologiques) suscitées notamment par la diffusion de l'œuvre de Hennig. Si l'on se place dans le cadre de l'évolution des êtres vivants, je ne vois guère de raisons de refuser d'adopter les principes de la classification phylogénétique. Mais l'utilisation d'un tel système n'implique pas que la classification soit le but ultime du travail du systématicien ! Néanmoins, la base de départ de la réflexion paléontologique devrait être la connaissance sans cesse améliorée de la phylogénie. En ce qui concerne la classification, il suffit de reconnaître à la notion de relations de parenté un sens généalogique et d'admettre que tous les descendants d'une espèce ancestrale forment un groupe monophylétique pour que l'on s'accorde sur les notions essentielles de la méthode cladistique. Il n'y a rien là d'insurmontable. Quant à la classification de *Moeritherium*, le retour, peut-être inattendu, aux idées originelles d'Andrews montre qu'entre les Anciens et les Modernes il n'y a pas forcément toujours querelle !

Remerciements

Je remercie L. Ginsburg (MNHN) qui m'a permis d'étudier le crâne de Dor el Talha conservé dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum. Mes remerciements vont également à ceux qui m'ont donné toute facilité pour étudier le matériel dont ils avaient la responsabilité : R. Tedford et E. Manning (AMNH), J. J. Hooker (BMNH) ; E. P. J. Heizmann (SMNS) m'a autorisé en outre à étudier un matériel inédit. E. Simons (Duke University Center, Durham, North Carolina) m'a permis de regarder de près le squelette qu'il a découvert et qui est conservé au Peabody Museum (Yale) où M. A. Turner m'a guidé dans les collections. Je remercie R. Hoffstetter (MNHN) dont les remarques et critiques lors de nos discussions en matière de taxonomie ont été source d'un grand enrichissement ; C. Patterson (BMNH) qui m'a fait part de ses commentaires à propos de la classification des groupes souches et des plésions ; ainsi que Ph. Janvier (LPVPH) et D. Goujet (MNHN). R. Saban (MNHN) m'a conseillé en matière d'anatomie de la région auditive. Les dessins sont dus à la plume légère et précise de D. Visset ; la plupart des photographies à Cl. Abrial (LPVPH).

Les missions au Peabody Museum de Yale (New Haven) et à l'American Museum of Natural History (New York) en 1978, au Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Ludwigsburg) en 1979 et dans l'Aurès (Algérie) en 1980 ont été financées par la RCP 292 du CNRS (resp. Y. Coppens). Les missions au British Museum (Natural History) en 1978 ont été financées par le LA 12 du CNRS (dir. J.-P. Lehman).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Andrews, C. W., 1901. — Tagebblatt des V. Internationalen Zoologen — Congresses, Berlin, nº 6 : 4.
— 1902. — Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt. Pt. III. *Geol. Mag.*, London, Dec. IV, n.s., **9** (July) : 291-295.

— 1904. — Further notes on the Mammals of the Eocene of Egypt. *Geol. Mag.*, London, Dec. V, n.s., **1** (March) : 109-115.

— 1906. — A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt. British Museum (N.H.) ed., London, xxxvii + 324 p.

— 1909. — The systematic position of *Moeritherium*. *Nature*, London, **81** : 305.

Anthony, R., 1933. — Recherches sur les incisives supérieures des Elephantidae actuels et fossiles (Éléphants et Mastodontes). *Archs. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 6e s., **10** : 65-124.

Arambourg, C., 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publs Serv. Carte géol. Algér.*, n.s., Pal., Mém. (4) : 162 p.

Arambourg, C., J. Kikoine et R. Lavocat, 1951. — Découverte du genre *Moeritherium* Andrews dans le Tertiaire continental du Soudan. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **233** : 68-70.

Arambourg, C., et Ph. Magnier, 1961. — Gisement de Vertébrés dans le bassin du tertiaire de Syrte (Libye). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **252** : 1181-1183.

Ashlock, P. D., 1971. — Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.*, **20** : 63-69.

Bellair, P., J.-M. Freulon et J.-Ph. Lefranc, 1954. — Découverte d'une formation à Vertébrés et Végétaux d'âge tertiaire au bord occidental du Désert Libyque (Sahara oriental). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **239** : 1822-1824.

Bigelow, R. S., 1956. — Monophyletic classification and evolution. *Syst. Zool.*, **5** : 145-146.

Bonaparte, Ch.-L., 1841. — A new systematic arrangement of vertebrated animals. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **18** : 247-304.

Bonde, N., 1977. — Cladistic classification as applied to vertebrates. *In* : Major Patterns in Vertebrate Evolution, M. K. Hecht, P. C. Goody & B. M. Hecht eds. Plenum, New York, p. 741-804.

Brundin, L., 1972. — Evolution, Causal Biology and Classification. *Zool. Scripta*, Stockholm, **1** (3-4) : 107-120.

Coppens, Y., et M. Beden, 1978. — Moeritherioidea. *In* : Evolution of African Mammals. V. J. Maglio & H. B. S. Cooke eds, Harvard University Press, Cambridge, p. 333-335.

Coppens, Y., V. J. Maglio, C. T. Madden et M. Beden, 1978. — Proboscidea. *In* : Evolution of African Mammals. V. J. Maglio & H. B. S. Cooke eds. Harvard University Press, Cambridge, p. 336-367.

Cracraft, J., 1974. — Phylogenetic Models and Classification. *Syst. Zool.*, **23** : 71-90.

Darwin, Ch., 1859. — On the Origin of Species. London, Murray, ix + 502 p. (Édition française citée : 1951, xxi + 604 p., Costes, Paris.)

Deranyagala, P. E. P., 1955. — Some extinct elephants, their relatives and the two living species. Ceylon National Museums Publication, Colombo, 161 p.

Domning, D. P., 1978. — Sirenian Evolution in the North Pacific Ocean. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, Berkeley, **118** : 1-176.

Eales, N. B., 1926. — The anatomy of the head of a foetal African Elephant. *Trans. R. Soc. Edinburg*, **54** : 491-546.

Farris, J. S., 1977. — On the Phenetic approach to Vertebrate Classification. *In* : Major Patterns in Vertebrate Evolution. M. K. Hecht, P. C. Goody & B. M. Hecht eds. Plenum, New York, p. 823-850.

Gaffney, E. S., 1979. — An Introduction to the Logic of Phylogeny Reconstruction. *In* : Phylogenetic analysis and Paleontology. J. Cracraft & N. Eldredge eds. Columbia University Press, New York, p. 79-111.

Gasc, J.-P., 1978. — Relations entre la phylogénie et la classification : évocation des débats actuels entre phénéticiens et cladistes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **103** (2) : 167-178.

GAUDRY, A., 1891. — Quelques remarques sur les Mastodontes à propos de l'animal du Cherichira. *Mém. Soc. géol. Fr., Paléont.*, **2** (1) : 1-6.

GAZIN, C. L., 1965. — A study of the Early Tertiary Condylarthran Mammal *Meniscotherium*. *Smithson. misc. Collns*, Washington, **149** (2), iv + 98 p.

— 1968. — A study of the Eocene Condylarthran Mammal *Hyopsodus*. *Smithson. misc. Collns*, Washington, **153** (4), iv + 90 p.

GORODISKI, A., et R. LAVOCAT, 1953. — Première découverte de Mammifères dans le Tertiaire (Lutétien) du Sénégal. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **15**, 1953 : 315-317.

GOULD, S. J., 1980. — The promise of paleobiology as a nomothetic evolutionary discipline. *Paleobiology*, **6** (1) : 96-118.

GRAY, J. E., 1821. — On the natural arrangement of vertebrose Animals. *Lond. Med. Rep.*, **15** (1), 88 : 296-310.

GREGORY, W. K., 1903. — Adaptive significance of the shortening of the elephant's skull. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **19** (9) : 387-394.

— 1920. — Studies in comparative myology and osteology. IV. A review of the evolution of the lacrymal bone of Vertebrates with special reference to that of Mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **42** : 95-263.

HALSTEAD, L. B., 1978. — The cladistic revolution — can it make the grade ?. *Nature*. London, **276** : 759-760. (Réponse par B. G. Gardiner, Ph. Janvier *et al.*, *Nature*, 1979, **277** : 175-176.)

HARRIS, J. M., 1973. — *Prodeinotherium* from Gebel Zelten, Libya. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geology, **23** (5) : 283-348.

— 1978. — Deinotherioidea and Barytherioidea. *In* : Evolution of African Mammals. V. J. Maglio & H. B. S. Cooke eds. Harvard University Press, Cambridge, p. 315-332.

HENNIG, W., 1950. — Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 p.

— 1966. — Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.

— 1969. — Die Stammesgeschichte der Insekten. Kramer, Frankfurt a.M., 436 p.

— 1974. — Kritische Bemerkungen zur Frage « cladistic analysis or cladistic classification ? ». *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, Hamburg & Berlin, **12** : 279-294.

— 1975. — Cladistic analysis or cladistic classification ? : a reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.*, **24** : 244-256.

HOFFSTETTER, R., 1978. — Phylogénie et classification : l'exemple des Primates. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **103** (2) : 183-188.

ILLIGER, C., 1811. — Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriuque classis, eorumque versione germanica. Berolini, sumptibus C. Salfeld, xviii + 301 p.

JOLEAUD, L., 1921. — Observations sur l'Oligocène de l'Algérie orientale. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, **1-2**, 1921 : 27-29.

LAFFITTE, R., 1939. — Étude géologique de l'Aurès (Algérie). A. Imbert imprimeur, Alger, 485 p.

LAMARCK, J.-B., 1809. — Philosophie zoologique. Union générale d'éditions (1968), Paris, 308 p.

LEHMANN, U., 1950. — Über Mastodontenreste in der Bayerischen Staatsammlung in München. *Palaeontographica*, Stuttgart, 99-A : 121-228.

MACFADDEN, B. J., 1976. — Cladistic analysis of primitive equids, with notes on other perissodactyls. *Syst. Zool.*, **25** : 1-14.

MATSUMOTO, H., 1923. — A contribution to the knowledge of *Moeritherium*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **48** (4) : 97-139.

— 1924. — A revision of *Palaeomastodon* dividing it into two genera, and with description of two new species. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **50** (1) : 1-58.

MAYR, E., 1969. — Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, New York, x + 428 p.

— 1974. — Cladistic analysis or cladistic classification ?. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, Hamburg & Berlin, **12** (2) : 94-228.

MCKENNA, M. C., 1975. — Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia. *In* : Phylogeny of the Primates. W. P. Luckett & F. Szalay eds. Plenum, New York, p. 21-45.

MILES, R. S., 1975. — The relationships of the Dipnoi. *In* : Colloque International du CNRS, éd. du CNRS, n° 218, 1973. **1** : 133-148.

MOSS-SALENTIJN, L., 1978. — Vestigial Teeth in the Rabbit, Rat, and Mouse ; their relationship to the problem of lacteal dentitions. *In* : Development, Function and Evolution of teeth. P. M. Butler & K. A. Joysey eds. Academic Press, London, p. 13-29.

NELSON, G., 1972. — Phylogenetic relationships and classification. *Syst. Zool.*, **21** : 227-231.

NELSON, G., 1974. — Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.*, **22** : 344-359.

OSBORN, H. F., 1909. — The feeding habits of *Moeritherium* and *Palaeomastodon*. *Nature*, **81** : 139-140.

— 1921. — The Evolution, Phylogeny and Classification of the Proboscidea. *Am. Mus. Novit.*, **1** : 1-15.

— 1936. — Proboscidea. Vol. 1 : Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea. American Museum Press, New York, xl + 802 p.

PATTERSON, C., et D. E. ROSEN, 1977. — Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic Teleost Fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **158** (2) : 81-172.

PETRONIEVICS, B., 1923. — Remarks upon the skulls of *Moeritherium* and *Palaeomastodon*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, ser. 9, **12** : 55-61.

REINHART, R.-H., 1953. — Diagnosis of the new mammalian order Desmostylia. *J. Geol.*, Chicago, **61** (2) : 187.

ROMER, A. S., 1968. — Notes and Comments on Vertebrate Paleontology. University of Chicago Press, Chicago, viii + 304 p.

— 1973. — L'origine des classes de vertébrés. *La Recherche*, **4** (33) : 347-361.

RUSSELL, D. E., 1963. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C. Sc. de la Terre, **13** : 324 p.

SAVAGE, R. J. G., 1969. — Early Tertiary mammal locality in Southern Libya. *Proc. geol. Soc.*, London, **1657** : 167-171.

— 1971. — Review of the fossil Mammals of Libya. *In* : Symposium on the Geology of Libya. C. Gray ed. Faculty of Science, University of Libya, p. 215-225.

— 1976. — Review of Early Sirenia. *Syst. Zool.*, **25** : 343-351.

SÄVE-SÖDERBERGH, G., 1934. — Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of this group. *Ark. Zool.*, Stockholm, **26**-A (17) : 1-20.

SCHLESINGER, G., 1912. — Studien über die Stammesgeschichte der Proboscidien. *Jb. geol. Reichsanst., Wien*, **62** (1) : 87-182.

SCHLOSSER, M., 1911. — Beiträge zur Kenntnis der Oligocaenen Landsäugetiere aus dem Fayum (Aegypten). *Beitr. Paläont. Geol. Öst.-Ung.*, **24** : 51-167.

SIMONS, E., 1968. — Early Cenozoic Mammalian faunas, Fayum Province, Egypt, Pt. I. African Oligocene Mammals : Introduction, History of Study, and faunal Succession. *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, New Haven, **28** : 1-21.

SIMPSON, G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **85**, xvi + 350 p.

— 1961. — Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York, xviii + 247 p.

SIMPSON, G. G., 1975. — Recent advances in methods of phylogenetic inferences. *In* : Phylogeny of the Primates. W. P. Luckett & F. Szalay eds. Plenum, New York, p. 3-19.

— 1978. — Review : Major Patterns of Vertebrate Evolution. M. K. Hecht, P. C. Goody & M. B. Hecht eds., *Paleobiology*, **4** (2) : 217-221.

SOKAL, R. R., et P. H. A. SNEATH, 1963. — Principles of Numerical Taxonomy, Freeman & Co., San Francisco, 359 p.

STARCK, D., 1967. — Le crâne des Mammifères. *In* : Traité de zoologie. P. P. Grassé, Masson, éd. **16** (1) : 405-549.

SUDRE, J., 1977. — Les Artiodactyles de l'Éocène moyen et supérieur d'Europe occidentale ; systématique et évolution. Thèse de Doctorat ès Sciences, Univ. Sc. Techn. Languedoc, Montpellier, 257 p.

SYKES, S. K., 1971. — The Natural History of the African Elephant. Weidenfeld & Nicholson, London, xxv + 397 p.

TASSY, P., 1979. — Relations phylogénétiques du genre *Moeritherium* Andrews, 1901 (Mammalia). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **289** : 85-88.

TOBIEN, H., 1971. — *Moeritherium*, *Palaeomastodon*, *Phiomia* aus dem Paläogen Nordafrikas und die Abstammung der Mastodonten (Proboscidea, Mammalia). *Mitt. geol. Inst. Techn. Univ. Hannover*, **10** : 141-163.

— 1976. — Zur paläontologischen Geschichte der Mastodonten (Proboscidea, Mammalia). *Mainzer geowiss. Mitt.*, **5** : 143-225.

— 1978. — The structure of the Mastodont molar (Proboscidea, Mammalia) Pt. 3 : The Oligocene Mastodont genera *Palaeomastodon*, *Phiomia* and the Eo/Oligocene Paenungulate *Moeritherium*. *Mainzer geowiss. Mitt.*, **6** : 177-208.

VANDERHOOF, V. L., 1937. — A study of the Miocene sirenian *Desmostylus*. *Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol.*, **24** (8) : 169-262.

VAN VALEN, L., 1978. — The beginning of the Age of Mammals. *Evol. Theory*, Chicago, **4** : 45-80.

VILA, J. M., 1977. — Notice explicative de la carte géologique au 1/50 000e : Khenchela. 1re éd. Ministère de l'industrie et de l'énergie & Sonatrach eds., Alger.

WILEY, E. O., 1975. — Karl Popper, Systematics and classification : a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Syst. Zool.*, **24** : 233-243.

— 1979. — An annotated linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.*, **28** : 308-337.

PLANCHE I

Moeritherium de Dor el Talha (Libye), Éocène supérieur. Crâne en vue supérieure (MNHN). × 5/9 (*Cliché Cl. Abriat.*)

PLANCHE I

PLANCHE II

Moeritherium de Dor el Talha (Libye), Éocène supérieur. Crâne en vue inférieure (MNHN). × 5/9. (*Cliché Cl. Abrial.*)

PLANCHE II

PLANCHE III

Moeritherium de Dor el Talha (Libye), Éocène supérieur. Crâne en vue latérale droite (MNHN). × 5/9. (*Cliché Cl. Abrial.*)

PLANCHE III

PLANCHE IV

Moeritherium de Dor el Talha (Libye), Éocène supérieur. Crâne en vue latérale gauche (MNHN). × 5/9. (*Cliché Cl. Abrial.*)

PLANCHE IV

PLANCHE V

Moeritherium de Dor el Talha (Libye), Éocène supérieur (MNHN).

1 — Crâne en vue occipitale. × 5/9. (*Cliché Cl. Abrial.*)
2 — Vue ventrale légèrement postérieure de la région auditive. Boc : basioccipital ; c.a. : conduit auditif ; co : moulage naturel de la cochlée ; Exo : exoccipital ; f.g. : fosse glénoïde ; f.o. : *foramen ovale* ; p.m. : logement de la *pars mastoidea* du périotique ; p.p. : logement de la partie postérieure de la *pars petrosa* du périotique ; Sq : squamosal. × 9/10. (*Cliché Cl. Abrial.*)

1

2

PLANCHE V

PLANCHE VI

1 — Base du crâne de *Phiomia* [= *Palaeomastodon* ? *beadnelli* 8964 BM(NH)] de la formation oligocène de Gebel el Qatrani (= fluvio-marine formation) du Fayoum, Égypte (voir également Andrews, 1906 : 134, 152-153). (*Cliché P. Tassy.*)

2 — Base du crâne de *Moeritherium* (*M. trigodon* AM 13430, AMNH) de la formation oligocène de Gebel el Qatrani (= fluvio-marine formation) du Fayoum, Égypte (voir également Matsumoto, 1923 : 133-134). Le *basicranium* est légèrement comprimé de l'arrière vers l'avant. (*Cliché P. Tassy.*)

Bas : basisphénoïde ; Boc : basioccipital ; c.a.p. : ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde ; f.c. : foramen carotidien ; f.g. : fosse glénoïde ; f.l.m. : *foramen lacerum medium* ; f.m. : *foramen metoticum* (trou déchiré postérieur + foramen condylien) ; f.o. : *foramen ovale* ; f.s. : foramen stylomastoïdien ; o.c.t. : orifice ventral du *canalis temporalis* ; Pal : palatin ; p.p. : processus paroccipital de l'exoccipital ; p.p.sq. : processus post-tympanique du squamosal ; Ty : tympanique ; Vo : vomer.

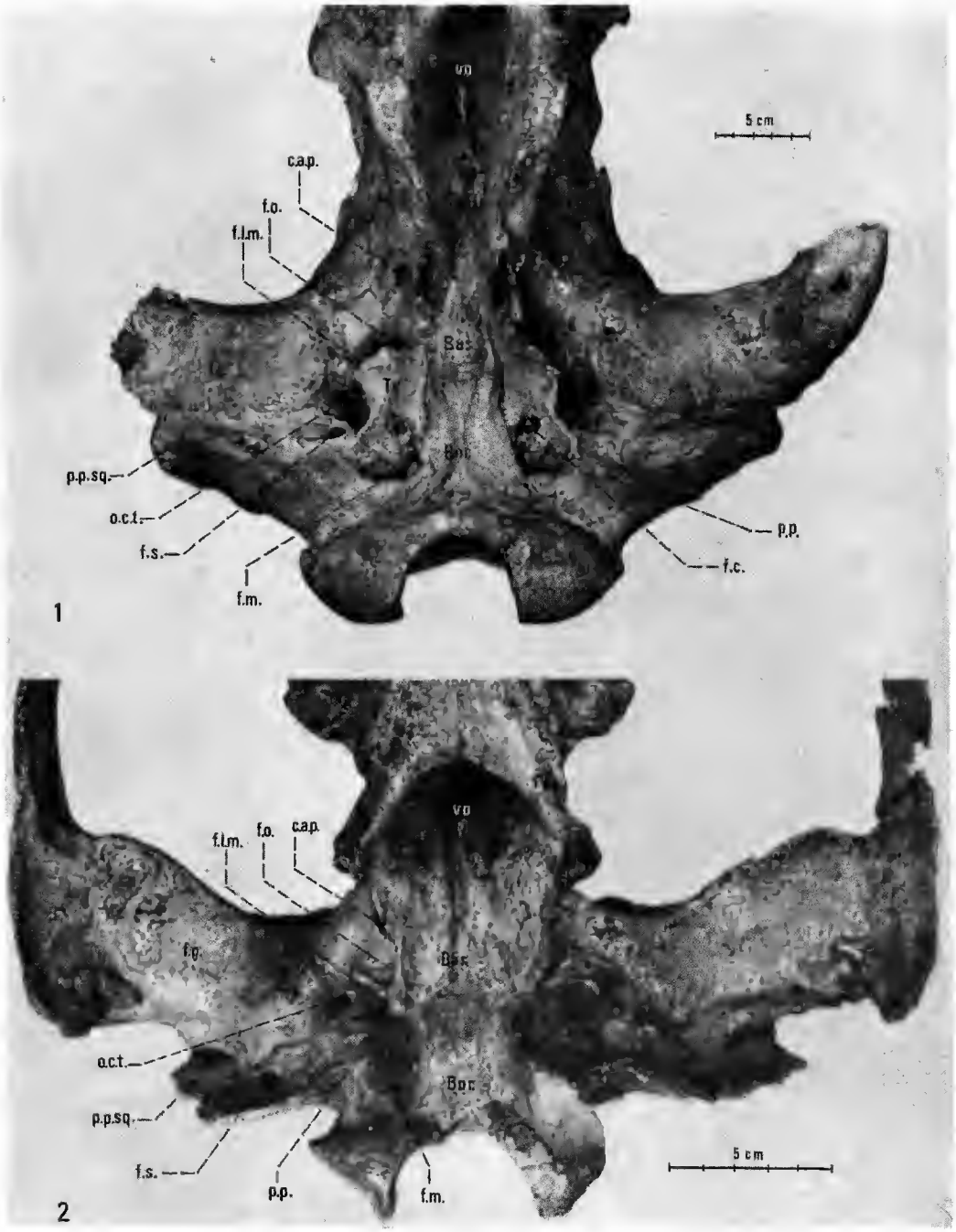

vo
5 cm
c.a.p.
f.o.
f.l.m.
Ba
T
Boc
p.p.sq.
o.c.t.
f.s.
f.m.
p.p.
f.c.
1
vo
f.l.m.
f.o.
c.a.p.
f.g.
Bsr
o.c.t.
Boc
p.p.sq.
f.s.
p.p.
f.m.
5 cm
2

PLANCHE VI

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 1 : 149-156.

Points de vue d'un paléoanatomiste des Vertébrés sur la Nomenclature géologique

par Jean-Pierre LEHMAN *

Résumé. — L'auteur propose une nouvelle classification des Ères (quoique assez proche de l'ancienne classification de DANA) ; tenant compte des progrès récents de la Paléontologie des Vertébrés, il montre que la classification en anciennes Ères, quoique toute classification en Ères soit en partie subjective, est devenue résolument archaïque. Il propose les nouvelles Ères suivantes : 1) l'Ère aspondylienne correspondant au Cambro-Ordovicien ; 2) l'Ère ichthyenne équivalente au Silurien et au Dévonien ; 3) l'Ère thérapsidienne correspondant au Carbonifère, au Permien et au Trias ; 4) l'Ère sauropsidienne équivalente au Jurassique et au Crétacé ; l'Ère placentalienne correspondant au Tertiaire. Cette nouvelle classsification est un essai de synthèse qui essaie d'intégrer les nouveaux résultats de la Paléontologie des Vertébrés, science qui a toujours joué un rôle évolutif essentiel.

Abstract. — *Points of view of a Vertebrate paleontologist on geological Nomenclature.* — The Era notion was not accepted until 1885 ; an agreement was achieved afterwards and it appears that geologists do not discuss any more nowadays the division of Earth history into Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic. LYELL, alone among the first geologists, supported wholly the primacy of the paleontological principle, according to which only the fossils allow us to give datation to the geological formations. The modern definition of an Era was proposed by PHILIPPS ; but in spite of the merits of those forerunners (LYELL, PHILIPPS...), one gets the impression that the Era had mainly the meaning of a brace and only the systems alone had for the eighteenth century geologists an actual reality. During the years 1850-1880, geologists began to use the word Era in a modern sense, but without explanation about the extension of the Eras, which seems to be rather arbitrary. At last, the Era notion was generally accepted during the first geological congresses but at this time, when the definition and extension of the Systems was already clear, the definition of the Era was only provisional "waiting for the progress of science to demonstrate the value of another mode of grouping". The author underlines the fact that the definition of the Eras was extremely delicate to establish, contrary to the definition of the Systems, and not originally clearly founded. The definition of an Era used nowadays seems inadequate. This definition disregards the length of geological time, because the Eras are very unequal. The fact is that, before the last World War, the lengths of time in geology were completely underestimated. It seems necessary and rational to have Eras more or less equal in length. But as the criterion of geological classification is in fact the evolution of organisms and no physical criteria can be put in its place, the old definition of Eras has to be changed. It must take into account the progress of the study of the evolution of beings, as the last decades Paleontology had demonstrated it occurs. The geological classification would be related to the History of Life, as it indeed happened and there are two groups where this evolution is particularly clear : Vertebrates and Plants. The author proposes a new Era classification (although rather near to the old DANA classification) ; he takes into account the recent progress of Vertebrate Paleontology and shows that the old Era classification, although every Era classification is partly subjective, has become nowadays absolutely obsolete. He proposes new Eras : 1) the Aspondylian Era equivalent to the Cambro-Ordo-

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

vician ; 2) the Ichthyan Era equivalent to Silurian and Devonian ; 3) the Theraspidian Era equivalent to the Carboniferous, Permian and Triassic ; 4) the Sauropsidian Era equivalent to the Jurassic and Cretaceous ; the Placentalian Era equivalent to the Tertiary. This new classification is a tentative synthesis which tries to integrate new results of Vertebrate Paleontology, a science which has always played a leading role in evolution.

Historique de la notion d'ère

Si l'accord s'est fait assez rapidement au XIXe siècle, en ce qui concerne la définition des systèmes, il n'en fut pas de même en ce qui concerne la notion d'ère bien qu'elle ait eu des précurseurs. L'extension des ères fut établie avec quelque précision seulement lors des premiers congrès géologiques internationaux (Paris, 1878 ; Bologne, 1881 ; Berlin, 1885) et reprise dans le Traité de Lapparent (1885).

Mais quelles étaient les bases des divisions majeures de la nomenclature géologique admises par les auteurs au XIXe siècle ? Nous distinguerons, pour la commodité de l'exposé, trois phases principales successives : les premières synthèses, datant en général d'avant 1850 ; la seconde moitié du XIXe siècle jusqu'à 1880 ; les discussions des congrès internationaux et les prises de position contemporaines de 1880 à 1900 environ.

1. C'est en 1833, avec les *Principes de Géologie* de Lyell, qu'un essai de classification sérieuse des formations géologiques voit le jour pour la première fois. Les travaux antérieurs utilisaient divers critères de classification, à la fois paléontologiques et lithologiques, dont aucun des termes n'a été retenu pour la science ultérieure (ex. Alexandre Brongniart et Cuvier, 1822). Mais Lyell admet au contraire la primauté du principe paléontologique, selon lequel seuls les fossiles peuvent permettre de dater des couches géologiques (sauf en ce qui concerne les roches cristallines et métamorphiques d'âge variable). Lyell se fondait sur les travaux de Deshayes qui avait montré, grâce aux coquilles des différents bassins tertiaires, que ces bassins n'étaient que partiellement synchrones. La classification de Bronn (1835-1838) faisait aussi appel à la Paléontologie suivant un postulat en partie faux ou du moins trop général : il y aurait d'autant plus de formes actuelles dans une couche qu'on est dans un niveau plus jeune. Il distingue cinq périodes (ère dans notre vocabulaire) : la plus ancienne appelée Carbonifère correspond à notre Primaire, la seconde à notre Trias, la troisième à notre Jurassique, la quatrième à notre Crétacé, la cinquième à notre Tertiaire et notre Quaternaire. De même, Sedgwick (1838) avait appelé Paléozoïque notre Silurien et Protozoïque notre Cambrien. Ce fut Philipps qui proposa pour la première fois une définition moderne des ères en incluant dans le Paléozoïque le Silurien, le Dévonien, le Carbonifère et le Zechstein ; de même, les terrains mésozoïques ou secondaires et les terrains cénozoïques ou tertiaires sont correctement nommés par cet auteur. Malgré les mérites de ces précurseurs, on a l'impression que l'ère, appelée aussi groupe, a surtout une valeur d'accolade ; seuls les systèmes semblent avoir pour ces géologues une réalité vraiment concrète.

2. Dans la seconde phase la notion d'ères telles qu'elle est communément employée de nos jours est encore peu utilisée. Citons quelques exemples : Édouard d'Eichwald (1853-

1868), dans sa Paléontologie de la Russie, distingue trois périodes (ce terme étant, pour l'auteur, pris dans le sens d'ère) : 1) une période ancienne caractérisée par un climat chaud, égal ; elle comprend trois termes : des grauwackes, des calcaires carbonifères, des grès cuivreux ; elle serait caractérisée par une universalité de la faune dans ces trois termes ; 2) une période moyenne à trois constituants : Trias, Jurassique et Crétacé avec une certaine différenciation de la faune ; 3) une période récente correspondant à nos Bassins tertiaires. On voit donc que le critère de la faune paraît essentiel à D'EICHWALD mais on remarque aussi que les ères sont paléontologiquement mal définies et que la nomenclature actuelle avec Primaire, Secondaire et Tertiaire n'est pas proposée. DANA (1863) reconnaît un âge des Mollusques au Silurien, un âge des Poissons au Dévonien, un âge Carbonifère à plantes spéciales, un âge des Reptiles, un âge des Mammifères, un âge de l'Homme ; il regroupe Silurien, Dévonien et Carbonifère dans le Paléozoïque qui serait caractérisé par des formes anciennes, et des tribus encore actuelles. Là aussi les ères ne sont pas prises dans leur sens courant actuel. D'ARCHIAC (1866) désigne par terrains primaires les terrains cristallins et garde le terme terrains intermédiaires ou de transition pour le Paléozoïque ; il s'agit d'un terme emprunté à WERNER et dont l'emploi tardif en 1860 n'était pas heureux. Mais le point de vue défendu par D'ARCHIAC était en revanche très valable : il soulignait « l'influence complètement nulle des phénomènes dynamiques qui ont accidenté la surface de la terre sur la marche générale et le développement des phénomènes biologiques et par conséquent l'indépendance complète des uns et des autres ». A. GEIKIE (1882) admet déjà nos divisions en Archéen, Paléozoïque, Mésozoïque, Cénozoïque et Quaternaire mais croit au contraire pouvoir donner encore une définition pétrographique du Paléozoïque (en plus de la définition paléontologique). Ainsi, écrit-il, les roches du paléozoïque « consists mainly of sandy and muddy sediments with occasional, intercalated zones of limestones. They everywhere bear on witness to comparatively shallow water and the proximity of land. Their frequent alternations of sandstone, shale, conglomerate and other detrital materials, their abondant rippled and sun cracked surfaces... as well as the prevent character of their organic remains show that they must have been deposited in areas of slow subsidence bordering continental or insular masses of land ». Au total, donc, il semble que durant cette période (1850-1880) les géologues commencent à parler d'ères dans le sens actuel du terme, mais sans justifier l'extension de celles-ci qui paraît assez arbitraire.

3. C'est au premier Congrès géologique international (Paris, 1878) que fut posé pour la première fois par le délégué roumain (STEPHANESCO) le problème de l'uniformisation de la nomenclature géologique, ce problème étant rendu assez aigu par la nécessité du choix des échelles des cartes géologiques, mais on discuta en fait fort peu des ères principales des temps fossilifères. Au contraire, au Congrès de Bologne (1881), HÉBERT donna la préférence aux termes de Primaire, Secondaire, Tertiaire, Quaternaire, tout en remarquant que les termes de Paléozoïque, Mésozoïque, Cénozoïque, étaient parallèles et équivalents aux précédents. Bien que prévalents en pays anglophones, ces derniers sont cependant, comme le remarquait D'ARCHIAC (1864), assez difficiles à employer dans un pays comme la France où la plupart des intellectuels connaissaient les racines grecques, car étymologiquement il est absurde de parler d'une plante paléozoïque ; cependant, il serait peut-être trop ambitieux de chercher la rigueur dans la langue. Toutefois, même la classification en Primaire, Secondaire, Tertiaire et Quaternaire soulevait dans ces congrès quelques

critiques et le rapport du Comité hongrois au Congrès de Bologne soulignait : « comme le point de départ n'est pas absolument exact, on commence à les supprimer (« les » désignant le Primaire, le Secondaire, Tertiaire et Quaternaire) de même qu'on a déjà éliminé les terrains de transition ». De même, la délégation américaine (p. 630), tout en admettant les termes de Paléozoïque, Mésozoïque, Cénozoïque, proposait pour le Quaternaire le terme de Psychozoïque ou d'Ère de l'esprit et employait soit les termes d'Éozoïque et d'Azoïque, soit celui d'Archéen ; mais plus intéressantes, à notre sens, sont les classifications en âges proposés par les savants américains, l'âge étant une unité de temps inférieure à l'ère mais supérieure au système.

Dana	Le Conte
Age de l'Homme ou Quaternaire	Age de l'Homme
Age des Mammifères ou Tertiaire	Age des Mammifères
Age des Reptiles	Age des Reptiles
Age des Plantes à charbon ou Carbonifère	Age des Acrogènes
Age des Poissons ou Dévonien	Age des Poissons
Age des Invertébrés ou Silurien	Age des Invertébrés
Age Aozoïque	Age Archéen.
Age Ozoïque	

Toutefois ce fut seulement au Congrès de Berlin (1885) que l'emploi du critère paléontologique fut particulièrement recommandé. Seul le critère paléontologique apparaît valable pour toute la terre. Il ne s'agit pas, bien entendu, de faire appel à un seul fossile, mais à des ensembles d'organismes. On peut aboutir à des résultats différents selon que l'on considère tel ou tel groupe de fossiles (par exemple fossiles animaux et végétaux). Comme les océans occupent une plus grande surface que les continents, les fossiles marins pélagiques seraient par excellence ceux sur lesquels devraient être fondées les corrélations à distance. Le nom de série avait été proposé comme synonyme de celui d'ère, mais l'usage n'a pas ratifié cette proposition. La distinction des ères se fondait sur les fossiles suivants :

Primaire : règne des Trilobites, développement prépondérant des Brachiopodes (surtout *Spirifer* et *Productus*), Orthocères, Goniatites.
Secondaire : grands Reptiles marins. Prépondérance des Ammonites et des Bélemnites.
Tertiaire : Mammifères, Mollusques pectinibranches et Nummulites.

(Rapport du Comité français pour l'uniformité de la nomenclature. Congrès de Berlin, p. 344-356.)

Au total il nous semble donc que la définition des ères a été extrêmement délicate à établir, au contraire de celle des systèmes, que l'on en a peu discuté et enfin qu'elle a été essentiellement européenne ; si l'on avait d'abord travaillé dans une autre région, ces définitions auraient été probablement différentes.

Signification de la classification actuelle

Les progrès du critère paléontologique sont liés à ceux du transformisme ; tant que la théorie fixiste était admise, il n'y avait pas de support rationnel à une classification en ères et en systèmes fondés sur la paléontologie à moins d'admettre un nombre consi-

dérable de révolutions du globe. D'Orbigny (1849) allait jusqu'à soutenir qu'il y avait eu vingt-huit créations successives. Mais comme ces créations successives étaient peu vraisemblables, l'évolution des êtres vivants, que la Paléontologie du XIXe siècle avait su peu à peu mettre en évidence, exigeait l'abandon du fixisme. Or, celui-ci ne fut rejeté par les paléontologistes qu'assez tardivement avec Gaudry (les Enchaînements du monde animal, 1878-1890) et Th. Huxley (1876). D'où la classification purement évolutive en ères du Traité de Lapparent. De Lapparent distinguait : 1) le groupe primaire ou Paléozoïque, caractérisé par la grande distance qui sépare ses types organiques de ceux du temps présent ; les Poissons et les Amphibiens y sont, presque jusqu'à la fin, les seuls représentants de l'embranchement des Vertébrés et on voit prédominer plusieurs familles de Brachiopodes, telles que *Spirifer* et *Productus* ; 2) le groupe secondaire ou Mésozoïque où commencent à apparaître les précurseurs du monde organique actuel ; les Reptiles sont prépondérants, tandis que règne dans les mers la grande famille des Ammonitidés ; 3) le groupe tertiaire ou Cénozoïque dans lequel la faune et la flore n'offrent pour ainsi dire que des types modernes et où les Mammifères se développent avec ampleur ; 4) le Quaternaire caractérisé par l'apparition de l'Homme. Cependant, de Lapparent avait été frappé par l'épaisseur des formations primaires et ne recommandait l'emploi de cette classification que provisoirement « en attendant que les progrès de la science aient démontré l'opportunité d'un autre mode de groupement ».

On voit donc que, seul, le critère paléontologique a été pris en considération par de Lapparent. Mais l'on voit aussi que la classification adoptée par de Lapparent ne l'est en quelque sorte qu'à titre provisoire et qu'il suggérait déjà, à l'égard de celle-ci, des réserves fondamentales. Ce qui est essentiel donc, c'est le rôle attribué par de Lapparent à l'évolution des Vertébrés, car, tandis que l'évolution des Invertébrés est presque achevée au Cambrien — tout au moins quant à l'apparition des classes — celle des Vertébrés nous permet de jalonner toute l'Histoire géologique. Mais de Lapparent considérait aussi que les fossiles pélagiques étaient tout particulièrement utiles pour dater les terrains ; cependant, ces fossiles peuvent manifester une certaine évolution mais d'une ampleur beaucoup moins grande que les Vertébrés ; nous ne les retiendrons donc pas ici. On pourrait aussi fonder la nouvelle classification en ères sur l'évolution des plantes ; je crois cependant, préférable de tenir compte surtout de l'évolution animale, plus liée à l'apparition de l'Homme.

La définition actuelle des ères paraît inadéquate. Cette définition ne tient pas compte de la durée des temps géologiques, en sorte que les trois ères sont très inégales (j'évite le cas du Quaternaire qui n'est une ère que grâce à une subjectivité humaine bien compréhensible). D'après Kulp (1961), le Primaire dure 380 millions d'années, le Secondaire 150, le Tertiaire 70. Ces durées inégales faussent tout ; en ce sens que le Dévonien est presque égal au Tertiaire (moins le Paléocène) et que les étages du Primaire sont chacun, en durée, équivalents au Cénozoïque. Autrement dit, le Primaire a duré environ deux fois plus que le Secondaire et quatre fois plus que le Tertiaire. Dès avant la guerre de 1940, cette durée relative approchée des ères était admise (voir Boule et Piveteau, 1935), mais la durée absolue des temps fossilifères était estimée encore à 100 millions d'années. Or, précisément, c'est cette très longue durée des temps fossilifères qui n'était pas comprise par les premiers auteurs. Cuvier croyait démontrer qu'il n'y aurait pas évolution, en étudiant une momie d'Ibis d'Égypte et en observant qu'elle était identique à l'espèce actuelle. Or,

il n'y a aucune raison de ne pas utiliser des ères d'une compréhension sensiblement égale. Prétendre que la compréhension des ères est tout à fait subjective et qu'il s'agit d'une convention sans importance est bien entendu exact dans une certaine mesure ; mais il n'en reste pas moins que cette solution privilégie le Tertiaire qui était déjà favorisé du fait que trois des grandes métropoles où la géologie a été d'abord étudiée, Paris, Londres, Berlin, sont dans des bassins tertiaires. Du point de vue paléontologique, l'importance du Tertiaire qui n'a vu que l'expansion non des Mammifères, mais des Placentaires et des Marsupiaux, et aucune apparition d'une classe de Vertébrés, est évidemment surestimée. D'autre part, la notion de Permotrias s'oppose à une séparation d'ère à l'intérieur de cet étage ; il n'y a pas de changement brusque de la faune quand on passe du Permien au Trias et ceci est particulièrement vrai de l'évolution continue des Reptiles mammaliens dans le Karroo pro parte (Permotrias d'Afrique du Sud).

Il y a deux sortes d'inconvénients, conséquence de l'actuelle compréhension des ères : 1) un inconvénient pratique : les spécialistes des fossiles primaires (surtout des Vertébrés) sont beaucoup moins nombreux que ceux des fossiles tertiaires et secondaires ; 2) comme l'idée d'une égalité des ères est toujours plus ou moins consciemment présente, cela implique que l'évolution s'est ralentie jusqu'à nos jours, proposition ne reposant, à vrai dire, sur aucune base et au sujet de laquelle les avis les plus divers ont été soutenus. De plus, on ne doit pas oublier que l'adoption d'une classification a, en raison d'habitude mentale, pour effet de moduler inconsciemment notre pensée.

Le critère paléontologique semble devoir rester fondamental dans la définition des ères et, comme à la fin du XIXe siècle, on n'a pas trouvé depuis d'autres critères d'évolution de la terre ; on n'a pu mettre en évidence aucun critère physique valable et un livre comme « the pulse of the earth » (Umbgrove) est en défaut, malgré son titre, lorsqu'il s'agit de décrire des phénomènes périodiques liés à l'Histoire de la terre. De même, les faits de transgression et de surrection de chaînes de montagnes, malgré les intéressants travaux des tectoniciens (voir en particulier Stille, 1925), ne peuvent nous fournir un cadre évolutif de l'Histoire de la Terre, parce que ces événements sont en général relativement localisés et qu'ils s'étalent dans le temps. Mais nous ne nous faisons pas du tout de l'évolution biologique des organismes — et surtout des Vertébrés — une idée comparable à celle qu'admettaient les savants de la fin du XIXe siècle. Selon ceux-ci, qui tenaient essentiellement compte des formes actuelles, l'ossification des Vertébrés fossiles aurait été de plus en plus développée au cours des temps géologiques, tandis qu'actuellement on pense plutôt — se fondant sur les formes fossiles — qu'il y a eu régression de celle-ci. Or, si nous considérons par exemple le schéma phylogénique proposé par Jarvik (1966), nous constatons que ce schéma implique des dominances particulièrement nettes de certains groupes de Vertébrés fossiles au cours des temps géologiques (il résume les principaux résultats obtenus par Jarvik et Stensiö). Ainsi les Agnathes, bien qu'apparaissant à l'Ordovicien, sont dominants (expansion maxima) au Gotlandien supérieur et au Dévonien, de même que les Placodermes : c'est aussi au Dévonien que les Rhipidistiens sont les plus abondants ; les Stégocéphales sont surtout abondants au Permotrias : les Thérapsidés (ce n'est pas apparent dans le schéma qui ne concerne que des lignées et non pas des populations en nombre absolu d'individus) sont surtout permotriasiques (Thérapsidés = Reptiles mammaliens), tandis que les grands Reptiles sont surtout jurassiques et crétacés ; enfin les Mammifères, bien qu'apparaissant au Trias supérieur, resteront très discrets dans le peuplement jusqu'au

Paléocène, dans lequel ils seront uniquement représentés par des Marsupiaux et des Placentaires. Ce sont des éléments essentiels qui méritent d'être inclus dans une définition des ères. Je proposerai donc la classification suivante :

1. *L'ère aspondylienne* durant laquelle les Vertébrés étaient rares mais existaient (Astraspides) ou devaient exister (de nombreux Vertébrés ont dû apparaître durant cette ère). Cette ère est caractérisée par l'absence ou la très grande rareté des Cryptogames vasculaires. Durée : environ 140 MA. Elle correspond au Cambro-Ordovicien.

2. *L'ère ichthyenne* durant laquelle la faune des Vertébrés consiste essentiellement en Agnathes et Poissons, même si les Stégocéphales (*Ichthyostega*) apparaissent alors, mais ce sont des animaux rares. Apparition des Cryptogames vasculaires. Durée : environ 110 MA environ. Elle correspond au Silurien (Gotlandien) et au Dévonien.

3. *L'ère thérapsidienne* caractérisée par l'apparition des Reptiles mammaliens et leur expansion et par l'expansion des Phanérogames gymnospermes. Durée : 165 MA environ. Elle correspond au Carbonifère, au Permien et au Trias. Et elle se termine par la grande crise de la vie du Trias qui a vu les disparitions d'un grand nombre d'espèces.

4. *L'ère sauropsidienne* marquée par le succès des grands Reptiles, l'apparition des Oiseaux et des Angiospermes. Durée : 120 MA environ. Elle correspond au Jurassique et au Crétacé et se termine par une grande crise de la vie à la fin du Crétacé.

5. *L'ère placentalienne* marquée par l'expansion des Mammifères placentaires qui existaient cependant dès le Crétacé et par celle des Angiospermes. Il serait peu opportun de l'appeler ère mammalienne, car les Mammifères apparaissent au Rhétien mais avec des groupes qui ne dépassent pas le Crétacé. Durée : 65 MA. Équivalent au Tertiaire (Paléocène inclus). Le Quaternaire n'est considéré que comme un système récent du Tertiaire (Placentalien).

Avec ces définitions, la règle souhaitable de l'égalité en durée des ères géologiques est à peu près respectée, sauf pour le Placentalien. Mais en raison de l'apparition des Mammifères et de l'Homme, cette ère nous paraît tout de même devoir être un peu surestimée d'un point de vue humain. Dans l'établissement de cette classification qui cherche à suivre l'évolution des Vertébrés, on voit de plus que le critère choisi n'est pas l'apparition d'une classe de Vertébrés mais celui de son succès. Les anciennes classifications en présence, en Primaire, Secondaire, Tertiaire ou en Paléozoïque, Mésozoïque, Cénozoïque, ont l'inconvénient de ne rien préciser par leur terminologie sur l'évolution même.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Archiac, A. d', 1866. — Géologie et paléontologie. F. Savy, Paris : 776 p.

Boule, M., et J. Piveteau, 1935. — Les fossiles. Éléments de paléontologie. Masson, Paris : 899 p.

Brongniart, A., et G. Cuvier, 1822. — Description géologique des environs de Paris. Dufour et d'Occagne, Paris : 428 p.

Bronn, H. G., 1835-1838. — Lethaea geognostica. E. Schweizerbart, Stuttgart : 1350 p.

Dana, J. D., 1863. — Manual of geology. Trubner, London : 798 p.

Deshayes, G. P., 1824. — Description des coquilles fossiles des environs de Paris. Impr. Tastu, Paris : 2 vol. texte + 2 vol. atlas, 392 + 814 p., 108 pl.

Eichwald, E., 1853-1868. — Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie. E. Schweizerbart, Stuttgart : 3 vol. texte + 3 vol. atlas, 3495 p., 103 pl.

GAUDRY, A., 1878-1890. — Les enchaînements du monde animal dans le temps. F. Savy, Paris : 3 vol., 317 + 322 + 293 p.

GEIKIE, A., 1882. — Textbook of geology. Mac Millan, London : 971 p.

HUXLEY, Th., 1876. — Les sciences naturelles et les problèmes qu'elles font surgir. J. B. Baillière, Paris : VIII-503 p.

JARVIK, E., 1960. — Théories de l'évolution des Vertébrés, reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs. Masson, Paris : 104 p.

KULP, J. L., 1961. — Geologic time scale. *Science*, **133** : 1105-1114.

LAPPARENT, A. DE, 1883. — Traité de géologie. F. Savy, Paris : 1280 p.

LYELL, Ch., 1853. — Principles of geology or the modern changes in earth and its inhabitants. J. Murray, London : XII-835 p.

ORBIGNY, A. D', 1849. — Cours élémentaire de paléontologie et de géographie stratigraphiques. Masson, Paris : 1147 p.

PHILLIPS, J., 1855. — Manual of geology. R. Griffon, London : XII-669 p.

SEDGWICK, A., 1838. — A synopsis of the English series of stratified rocks inferior to the old red sandstone — With an attempt to determine the successive natural groups and fonetions. *Geol. Soc. proc.* : 675-685.

STILLE, H., 1925. — Grundfragen der Vergleichenden Tektonik. Berlin, 433 p.

UMBGROVE, J. H. F., 1947. — The pulse of the earth. M. Nijhoff, La Haye : XXII-358 p

Achevé d'imprimer le 30 juin 1981

le 4e trimestre de l'année 1980, a été diffusé le 13 mai 1981

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43. — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

A paraître

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.